Digitized by Google

Med 1058.42

The Gift of Friends
19 17

H M

From the Library of
Hugo Münsterberg
Professor of Psychology
1892–1916

Harvard College
Library

Digitized by Google

Handwörterbuch

der

Physiologie

mit

Rücksicht auf

physiologische Pathologie.

Vierter Band.

Digitized by Google

Digitized by Google

Handwörterbuch

der

Physiologie

mit

Rücksicht auf

physiologische Pathologie.

In

Verbindung mit mehren Gelehrten

herausgegeben

von

Dr. Rudolph Wagner,
Professor in Göttingen.

Mit

Kupfern und in den Text eingedruckten Holzschnitten.

Vierter Band.

Braunschweig,
Druck und Verlag von Friedr. Vieweg und Sohn.

1853.

Digitized by Google

Med 1058.42

HARVARD COLLEGE LIBRARY
FROM THE LIBRARY OF
HUGO MÜNSTERBERG
MARCH 15, 1917

Digitized by Google

Inhalt des vierten Bandes.

	Seite
Thierische Wärme, vom Prof. G. Nasse in Marburg	1
Blutgefäßdrüsen, vom Prof. Ecker in Freiburg	107
Die vegetabilische Zelle, vom Prof. H. von Mohl in Tübingen	167
Hören, vom Prof. E. Harleß in München	311
Zur Dioptrik des Auges, vom Prof. Listing in Göttingen	451
Stimme, vom Prof. E. Harleß in München	505
Zeugung, vom Prof. R. Leuckart in Gießen	707
Nachtrag zum vorhergehenden Artikel, vom Herausgeber	1001
Nachtrag zum Nachtrag des Artikels Zeugung	1018a
Schlußwort	1019
General-Uebersicht des Inhalts der vier Bände des Handwörterbuchs	1021

Digitized by Google

Digitized by Google

Thierische Wärme.

Eine so höchst auffallende Eigenschaft des Menschen und der höheren Thiere wie die stets sich gleichbleibende, nur mit dem Tode aufhörende Wärme des Körpers (Eigenwärme) mußte von jeher die Naturforscher und Aerzte zum Nachdenken über ihren Ursprung anregen; aber freilich, ehe weder eine richtige Kenntniß von den Wärme erzeugenden Vorgängen außerhalb des thierischen Körpers gewonnen war, ehe die Functionen des lebenden Organismus genauer erforscht waren, ließ sich die Frage, ob die thierische Wärme durch chemische Vorgänge oder durch Reibung, Druck, Festwerden flüssiger Stoffe, Verdichtung u. s. w., kurz auf eine oder mehrere Weisen, wie sonst sich Wärme bildet, erzeugt wird, ganz und gar nicht beantworten, und alle früher gegebenen Erklärungen waren weiter nichts als willkürliche Hypothesen. Ganz entsprechend dem damaligen Stande der Naturwissenschaften war es, daß Hippokrates sich mit der Annahme einer eingeborenen Wärme (ἔμφυτον θερμὸν) begnügte. So lange Galen's Ansehen ungeschwächt war, hatte diese Ansicht allgemeine Geltung. Chaussier kehrte zu diesem alten Standpunkte zurück, indem er die caloricité als eine inhärente Eigenthümlichkeit der thierischen Faser angesehen wissen wollte. Man kann dies eigentlich eine Verzichtleistung auf eine Erklärung des Ursprungs der thierischen Wärme nennen, die sehr absticht gegen die Fülle von unbeweisbaren Theorieen, welche bis dahin die Chemiatriker und Jatromathematiker vorgetragen hatten. Jene leiteten namentlich die Wärme von einer Gährung oder von der unter Aufbrausen erfolgenden Mischung des sauren Magensaftes mit dem alkalischen Blute, diese von der Reibung des Blutes oder der festen Theile ab. Nachdem die Wichtigkeit des Athmens für die Bildung der Wärme schon früher mehrfach anerkannt war, stellten am Ende des vorigen Jahrhunderts Black, de la Place, Lavoisier und Crawford die Lehre von der Entstehung der thierischen Wärme aus der im Körper stattfindenden Verbrennung auf, und einige von ihnen suchten zugleich dieselbe durch Berechnung der Verbrennungswärme aus den Producten des Athmens und Vergleichung dieser mit der von den Thieren abgegebenen auf wissenschaftliche Weise zu begründen. Obgleich nun diese Versuche, welche später von Dulong und Despretz wesentlich verbessert wurden, zu Ergebnissen führten, die der Voraussetzung entsprachen, so gerieth dennoch die neue Lehre in große Bedrängniß, sobald man sich darauf einließ, den Ort der Entstehung der Wärme im Körper zu bestimmen. Da nun ferner auf dem Wege des physiologischen Experimentes ein Widerspruch zwischen ihr und anderen Thatsachen dargethan wurde, da namentlich B. Brodie zeigte, daß durch die Bildung der Koh-

Digitized by Google

lensäure die thierische Wärme nicht erklärt werden könne, fing man an, noch mehr an ihr irre zu werden, und eine schon aus früheren Zeiten herstammende Ansicht, welche nun eine thatsächliche Basis erhalten hatte, die Ansicht, daß unmittelbar aus der Thätigkeit des Nervensystems, namentlich des Gehirns, die Wärme entspringe, ward ihr von Seiten vieler Physiologen entgegengestellt, ohne daß man jedoch im Stande war, über die Art und Weise, auf welche diese Wirkung geschehen sollte, irgend einen Aufschluß zu geben. Außerdem suchten Andere bald in dem Vorgange aller Lebensthätigkeiten, bald in dem Verhältniß der ausgeschiedenen Stoffe zu den aufgenommenen, bald in dem Festwerden der Ernährungsflüssigkeit, bald in dem Vorgange der Verdauung, bald in der Thätigkeit des Herzens, sowie in noch manchen anderen Verhältnissen den Ursprung der thierischen Wärme. Aber allen diesen Behauptungen fehlte es leider an entscheidenden Beweisen, und an eine Nachweisung, in wie weit die Menge der auf jenen Wegen gebildeten Wärme hinreiche, den fortwährenden Verlust des Körpers an Wärme zu decken, war gar nicht zu denken. Man berief sich meist nur auf die Analogie einzelner Vorgänge des Körpers mit anderen in der Natur, in denen Wärme gebildet wird. — Außer dem oben genannten hat man noch zwei andere Wege eingeschlagen, um zur Lösung des Problems zu gelangen, von denen zu vermuthen stand, daß sie hierzu viel beitragen würden, wenn sie auch an sich nicht Gewißheit zu bringen vermögen. Erstlich bestimmte man die Wärme der einzelnen Theile des Körpers und machte somit den wärmsten Theil ausfindig, den man dann als die Ursprungsstelle der Wärme anzusehen sich für berechtigt hielt. Indessen kann man nicht verkennen, daß viele Umstände dazu beitragen, den Werth dieser Untersuchungsmethode zu verringern. Da die Wärme mancher innerer Theile nicht ohne vorhergehende Bloßlegung gemessen werden kann, so verliert das Resultat, weil die Wärme sowohl durch die Aufregung des Thieres bei der Verwundung oder durch den Tod desselben, als auch durch den Zutritt der Luft zu dem zu untersuchenden Theil verändert wird, sehr viel an Genauigkeit. Daher denn die Angaben der einzelnen Beobachter nach Verschiedenheit des eingeschlagenen Verfahrens unter sich verschieden sein müssen, selbst wenn auch in allen Theilen die Wärmehöhe stets sich gleich bliebe. Lieferten nun auch, wie es nicht der Fall ist, diese Messungen eine ganz constante Reihe der Wärme der einzelnen Körpertheile, so würde die Deutung dieses Ergebnisses doch nicht mit Sicherheit geschehen können, weil es für viele Theile ungewiß bleibt, ob ihre geringere Wärme Folge einer mangelhafteren Erzeugung oder Mittheilung oder einer größeren Abgabe von Wärme ist. — Eine noch viel zweifelhaftere Aufklärung über den Ursprung der Wärme steht zweitens von derjenigen Methode zu erwarten, welche noch in neuerer Zeit W. F. Edwards in Anwendung gebracht hat, und die darin besteht, die Unterschiede in dem Bau und in den Verrichtungen der beiden in der Wärme ganz von einander abweichenden Abtheilungen der Wirbelthiere aufzusuchen und den wesentlichsten derselben als die Ursache der Verschiedenheit in der Wärme zu betrachten. Aber da nicht bloß in einer einzigen Hinsicht, sondern in mehrfacher die kaltblütigen Wirbelthiere von den warmblütigen sich unterscheiden, namentlich in der Stärke des Athmens, in der Blutmenge, in der Thätigkeit des Herzens und in der Größe des Gehirns, so bleibt es durchaus zweifelhaft, aus welchem dieser Unterschiede der der Wärme herzuleiten ist. Ueberdies ist diese ganze Schlußart von sehr zweideutigem Werthe, weil vielleicht die Wärme selbst erst die Stärke mancher Functionen und sogar die Aus-

Digitized by Google

bildung mancher Organe bestimmt. Wir können also diesen beiden Wegen. die Quelle der thierischen Wärme zu erforschen, eine nur untergeordnete Bedeutung zuerkennen, ohne aber läugnen zu wollen, daß es rathsam sei, bei einer Untersuchung, die mit so vielen Schwierigkeiten verknüpft ist wie die vorliegende, keinen einzigen Weg zu vernachlässigen, der irgend einen Aufschluß zu bringen vermag, sei es auch nur, daß er als eine unvollkommene Controle für die zuverlässigeren zu benutzen wäre. Natürlich haben wir vorzugsweise unser Augenmerk auf diejenige Ansicht von der Entstehung der thierischen Wärme zu richten, die den großen Vorzug vor allen übrigen hat, daß sie sich auf einen eigentlichen Beweis stützt, der darin besteht, daß die in einer gewissen Zeit von einem Thiere abgegebene Wärmemenge verglichen wird mit derjenigen, welche dasselbe während derselben Zeit der Berechnung nach durch gewisse meßbare Functionen hat bilden müssen.

Es kann daher wohl nicht bestritten werden, daß unsere nächste Aufgabe sein müsse, die Theorie der Entstehung der thierischen Wärme aus der Verbrennung zu prüfen. Sehen wir denn zu, welches die Ergebnisse der bisherigen Versuche, auf welche sie sich stützt, gewesen sind, was sich gegen deren Beweiskraft einwenden lasse und inwiefern sie mit anderweitigen Beobachtungen über die thierische Wärme in Einklang stehen. Ob es noch andere Wärmequellen im thierischen Körper geben müsse, und ob solche aufzufinden seien, wird dann erst die Frage sein. Ist darauf die Menge der in einer gewissen Zeit im menschlichen Körper erzeugten Wärme bestimmt, so sind die Wege anzugeben, auf denen die Wärme wieder verloren geht, und es sind die Mittel zu betrachten, durch welche das Gleichgewicht zwischen der Wärmebildung und den Verlusten erhalten wird.

Begründung der Lehre von der Entstehung der thierischen Wärme aus der Verbrennung. — Als am Ende des vorigen Jahrhunderts der Sauerstoff als einfacher Körper und die Kohlensäure als eine Verbindung des Sauerstoffs mit Kohlenstoff entdeckt wurden, gewann man eine klarere Einsicht in den Vorgang des Verbrennens, den man nun als ein Verbinden des Sauerstoffs mit einem anderen Stoffe erkannte. Die Wärmebildung, welche diesen Vorgang begleitet, erklärte man zwar anfänglich aus der Verminderung der specifischen Wärme des in festen Zustand übergehenden Sauerstoffs, bald aber sah man ein, daß sie die Wirkung der chemischen Verbindung der beiden Körper sei. Nachdem darauf erwiesen war, daß beim Athmen Sauerstoffgas absorbirt und Kohlensäure ausgeschieden wird, lag die Theorie sehr nahe, daß im thierischen Körper eine Verbrennung stattfinde, welcher die Wärme desselben zuzuschreiben sei. Die Aehnlichkeit des Athmens mit dem Verbrennen war zwar schon von Cigna und von Priestley angedeutet worden, es fehlte aber noch selbst nach den genannten wichtigen Entdeckungen Lavoisier's der Nachweis, daß zwischen der Menge des Products der thierischen Verbrennung oder der Menge des geathmeten Sauerstoffs und der Menge der gebildeten Wärme ein genaues Verhältniß existirt. Ein solches mußte aber sich nachweisen lassen, falls die Wärme jenen Ursprung haben sollte, denn Lavoisier und Despretz hatten gezeigt, daß die bei dem Verbrennen eines Stoffes sich erzeugende Wärme stets in einem genauen Verhältniß mit der Menge des dabei verzehrten Sauerstoffs steht, und daß dabei ganz gleichgültig ist, ob die Oxydation langsam oder rasch vor sich geht. In Verbindung mit de la Place machte Lavoisier nun den ersten Versuch, jenen Nachweis für den thierischen Körper zu liefern. Sie maßen an einem Meerschweinchen, welches sie in einen mit

Digitized by Google

Eis umgebenen Kasten (Calorimeter) gesetzt hatten, die ausstrahlende Wärme des Thieres, und an einem zweiten in einem anderen Apparat die während der Zeit des Versuchs entwickelte Kohlensäure. Es zeigte sich auf diese Weise, daß die Wärme eines in Ruhe befindlichen Thieres zu $^4/_5$ das Resultat der Verbindung des eingeathmeten Sauerstoffs mit dem Kohlenstoffe der Bestandtheile des Körpers war. Bald darauf wiederholte Crawford, der schon früher die Entstehung der Wärme in der Lunge zu beweisen bemüht gewesen war, die Versuche auf die Weise, daß er die von einem Thiere erzeugte Wärme mit der durch Verbrennen von Kohle bei gleichem Verbrauch von Sauerstoff verglich. Diese übertraf jene um $^2/_{19}$. Seiner Untersuchungsmethode fehlte es jedoch an der erforderlichen Genauigkeit. Nach einer langen Pause nahm man erst 25 Jahre später (1814) diesen Gegenstand wieder in Angriff. Rumford verbesserte das Verfahren mit dem Eiscalorimeter, indem er den Einfluß des Wärmeverlustes durch die Strahlung und des Wärmezuflusses durch die umgebende Luft beseitigte. Indessen entsprach dieser Apparat noch immer nicht vollständig allen Anforderungen. Diese wurden erst erfüllt, nachdem die Pariser Akademie 1822 eine Preisaufgabe über die Richtigkeit der damals in Mißkredit gerathenen Lehre von der Verbrennung als Ursache der thierischen Wärme aufgestellt hatte, deren Beantwortung sich zwei ausgezeichnete Physiker, Dulong und, getrennt von ihm, Despretz unterzogen. Der von Ersterem verbesserte Calorimeter bestand aus einem Blechkasten, der einen anderen kupfernen von Wasser umgebenen einschloß, in welchem sich ein dritter aus Korbweiden geflochtener befand, der das Thier enthielt. Diesem wurde beständig Luft zugeführt, die vor ihrem Austritt aus dem Apparat vermittelst einer gewundenen Röhre in einem gleichmäßigen Strome durch das zwischen den beiden Kasten befindliche Wasser geleitet wurde, um an dasselbe ihre Wärme vollständig abzugeben. Eine fortwährend unterhaltene Bewegung des Wassers machte es möglich, daß die zwei in demselben befindlichen Thermometer die Wärmezunahme richtig anzeigen konnten. Die Gasometer von sehr complicirter Art wurden zur Bestimmung der zugeführten und absorbirten Luftmenge benutzt. So maß nun Dulong sowohl den Verlust der Wärme des Thieres durch Ausstrahlung, als den durch Berührung mit der Luft und durch Verdunstung. Seine 17 Versuche wurden mit Katzen, Hunden, Meerschweinchen, Kaninchen, Tauben und Thurmfalken vorgenommen. Despretz bediente sich bei seinen zahlreichen Versuchen, deren er über 200 angestellt zu haben versichert, von denen er aber nur 16 (an Meerschweinchen, Kaninchen, Katzen, Hunden, Tauben, Enten, Hühnern, Elstern, Käutzchen und einem Schuhu) ausführlich mitgetheilt hat, des ihm schon bekannt gewordenen Wasser-Calorimeters von Dulong, wobei er zur Vermeidung einer zu großen Erkältung des Thieres das Wasser vorher erwärmte und später auch durch Absperrung des Gasometers mittelst Quecksilber statt Wasser einen Verlust von Kohlensäure ersparte.

Von der durch das Thier gebildeten und an das Wasser abgegebenen Wärme ließ sich nun aus der Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure bald ein geringerer, bald ein höherer Theil als durch die Verbrennung von Kohlenstoff entstanden nachweisen, nach Dulong 49 — 75 Proc., nach Despretz 47,4 — 69,5 Proc. Beide Physiker stimmen darin überein, daß bei den pflanzenfressenden Thieren die aus dem Athmen berechnete Wärme verhältnißmäßig zu der abgegebenen höher ausfällt als bei den fleischfressenden; Dulong erhielt für jene 65 — 75 Proc., für diese 49 — 55 Proc.;

Digitized by Google

Despretz für jene 59,76 — 69,5, für diese 47,4 — 57,7, und wenn wir bloß die Säugethiere mit einander vergleichen, bei den Pflanzenfressern im Mittel 66,3 (Meerschweinchen 69,5, Kaninchen 65,5), bei den Fleischfressern 53,0 (Katze 57,7, Hund 51,0). — Nicht allen von den Thieren während des Versuchs absorbirten Sauerstoff fanden sie in der ausgeathmeten Kohlensäure wieder. Von dem verschwundenen Sauerstoff, dessen Menge die beiden Beobachter vermittelst getroffener Vorkehrungen genau zu bestimmen im Stande waren, nahmen sie an, daß er sich mit Wasserstoff der thierischen Bestandtheile des Körpers verbunden habe, und indem sie nun die durch die zweifache Verbindung des Sauerstoffs entstandene Wärme berechneten, gelangten sie zu viel höheren Zahlen, als die bloße Verbrennung des Kohlenstoffs ihren Vorgängern gegeben hatte. Dulong erhielt auf diese Weise von der durch die Thiere abgegebenen Wärme 75,4 (69 — 80) Proc., Despretz 81,1 (74 — 90) Proc., nämlich in den 16 mitgetheilten Beobachtungen bei den pflanzenfressenden Säugethieren 86,9 (Meerschweinchen 88,85, Kaninchen 86,7), bei fleischfressenden 79,8 (Katze 80,6, Hund 76,46), bei den körnerfressenden Vögeln 78,7, bei den fleischfressenden 75,0. Es hatten also diese Thiere beziehungsweise 15, 25, 27 und 33 Proc. mehr Wärme abzugeben, als sie der Berechnung nach aus den Verbrennungsproducten gebildet haben konnten.

Diese wichtigen Untersuchungen, welche die Verbrennungstheorie der Wärme wissenschaftlich begründet haben, sind nicht wiederholt worden, obgleich schon mehr als ein Vierteljahrhundert seitdem verflossen ist. Der Grund davon hat gewiß darin gelegen, daß man nicht erwarten konnte, selbst nicht durch etwaige Verbesserungen in dem Verfahren wesentlich andere Resultate zu erlangen. Man mußte sich gestehen, daß, so lange die Art der Verwerthung der bei dem Athmen gelieferten Kohlensäure und des verschluckten Sauerstoffs dieselbe bleibt, es ebenso unwahrscheinlich sein würde, bei Wiederholung der Versuche die Verbrennungswärme viel geringer ausfallen, als wie das Deficit derselben im Vergleich mit der abgegebenen Wärme verschwinden zu sehen. Jenes würde freilich den Physiologen sehr willkommen sein, indem es die Auflösung des grellen Widerspruchs der Verbrennungstheorie mit mehreren Thatsachen, namentlich mit dem Unterschiede der beiden Blutarten und den Brodie'schen Versuchen erleichtern würde, während dieses die Aufklärung ganz unmöglich machen würde. Obgleich nun in der neueren Zeit nichts bekannt geworden ist, was die sich entgegenstehenden Ergebnisse mit einander in Einklang bringen könnte, und auch die neueren Analysen der in dem Blute enthaltenen Gase keineswegs der Verbrennungstheorie ganz entsprechen, so behaupten doch die Koryphäen unter den Chemikern nicht etwa bloß, daß der größte Theil der thierischen Wärme, was mit den obigen Angaben Dulong's und Despretz's in Uebereinstimmung stände, sondern daß alle thierische Wärme der Verbrennung ihren Ursprung verdanke. Da neue Thatsachen nicht hinzugekommen sind, wenn man nicht zu diesen die Versuche Liebig's, Boussingault's und Martens' zählen will, aus der Menge des in den Körper eingeführten Brennmaterials die gebildete Wärme zu berechnen und auf dem Wege des Raisonnements, nicht des Experimentes den Beweis zu führen, daß diese ungefähr genügend sei, den Körper auf seiner Wärme höher zu erhalten [1]), so ruht diese Be-

[1]) Liebig hat nur den von einem Menschen in 24 Stunden verzehrten Kohlenstoff seiner Berechnung zu Grunde gelegt, Boussingault aber durch eigene Versuche

Digitized by Google

hauptung doch nur auf dem Ergebniß der älteren so eben angeführten Untersuchungen. So lange nun Liebig und Dumas noch nicht genügend erklärten, wie es komme, daß die Thiere in dem Calorimeter mehr Wärme abgaben, als sie durch die Verbrennung der von Dulong und Despretz angestellten Berechnung nach gebildet haben konnten, waren sie zu einer so ausschließlichen Theorie über die Entstehung der thierischen Wärme nicht berechtigt. Sie halfen sich daher, um dies Hinderniß wegzuräumen, hauptsächlich durch die Annahme, daß die in dem Apparat eingeschlossenen Thiere an das Wasser mehr Wärme abgegeben hätten, als dies in freier Luft der Fall gewesen wäre, wobei Dumas darauf aufmerksam machte, daß in den Versuchen von Despretz die jüngeren Thiere, welche stets eher erkalten als die ausgewachsenen, verhältnißmäßig mehr Wärme außer der aus der Verbrennung berechneten verloren; dann soll auch das Athmen der abgesperrten Thiere aus verschiedenen Gründen mangelhaft gewesen sein, also die Verbrennung sich nicht auf der normalen Höhe befunden haben. Es wäre unnöthig zu zeigen, daß, wenn auch zugestanden werden kann, die Unvollständigkeit des Apparats und der Versuchsmethode habe Fehlerquellen bedingt, diese Vermuthungen doch wenigstens nicht erwiesen sind, da Despretz die Thiere auf Holz lagerte und das Wasser erwärmte, da ferner die Wärme der Thiere vor und nach dem Versuche als gleich hoch von ihm angegeben wird, und die gebildete Menge Kohlensäure in den einzelnen Versuchen im Vergleich mit anderen durchaus nicht so gering ausgefallen ist, — es wäre dies unnöthig, weil die genannten Chemiker bald jene Annahme haben fallen lassen. Es bot sich ihnen nämlich bald ein anderer Ausweg dar, auf dem sie auf weniger gewagte Weise den Mangel an Uebereinstimmung der abgegebenen mit der berechneten Wärme als in der Wirklichkeit nicht bestehend beweisen zu können glaubten. Es zeigte sich nämlich, daß Dulong und Despretz bei ihren Berechnungen die Wärme erzeugende Kraft des Kohlenstoffs und Wasserstoffs nicht hoch genug angeschlagen hatten.

Nach Lavoisier und de la Place, welche die ersten Bestimmungen der Wärmecoefficienten für diese Stoffe unternommen hatten, erzeugt bei seiner Verbindung mit Sauerstoff 1 Grm. Wasserstoff 21375 oder richtiger, da bei allen Berechnungen jener Zeit eine zu geringe Wärme für das Schmelzen des Eises angenommen wurde, 23400 Wärmeeinheiten, das heißt, derselbe vermag durch seine Verbrennung 21375 oder 23400 Grm. Wasser um 1^0 C. zu erwärmen. Despretz nahm den Wärmecoefficienten des Wasserstoffs gleich 23640, und später nur gleich 20624 an; Dulong legte seiner Berechnung die Zahl 21375 zu Grunde. Bei seinen Lebzeiten hatte dieser Forscher mit seinen eigenen Untersuchungen über die Wärme erzeugende Kraft des Wasserstoffs nicht herausrücken wollen, nach seinem Tode fand man nun in seinen Papieren, daß aus seinen Versuchen ein viel höherer Wärmecoefficient sich ergebe, den er aber nicht benutzt hatte, nämlich 34444 oder nach einer etwas abweichenden Berechnung 34543. Daß diese höhere Zahl viel richtiger als die frühere ist, beweisen auch viele neuere Untersuchungen. So fand Heß 34743 — 34792, Grassi 34666, Favre und Silber-

---

bei Turteltauben genau die Menge des in das Blut aufgenommenen Kohlenstoffs und Wasserstoffs und die ausgeschiedene Kohlensäure, so wie die Größe der Verdampfung in einer bestimmten Temperatur der Luft bestimmt. M. R. Rigg hat dies Verfahren neuerdings auf Menschen angewandt und aus seinen Versuchen ein der Verbrennungstheorie wenig günstiges Ergebniß erhalten.

Digitized by Google

mann 34462 und Andrews 33808. — Nach Liebig sind ferner auch die von Dulong und Despretz für den Kohlenstoff angenommenen Werthe zu gering. Jener nahm zuerst als Mittel 7288, dann 7858 an, dieser zuerst 7875, dann 7912. Liebig berechnete dagegen aus der Verbrennungswärme des ölbildenden Gases den Wärmecoefficienten des Kohlenstoffs gleich 8558, wogegen Grassi wieder 7714 angab. Für Holzkohle haben neuerdings Favre und Silbermann 8080 und Andrews 7678, später 7881 gefunden.

Bei einer solchen Erhöhung der Verbrennungswärme dieser beiden Stoffe hat man nun nach der Versicherung von Liebig und Dumas keinen Grund mehr, dem thierischen Körper noch eine andere Wärmequelle als die in der Verbrennung gelegene zuzuschreiben, denn die Anzahl der Wärmegrade, welche ein Thier an die Umgebung abgiebt, soll derjenigen vollkommen gleich sein, welche der nämliche Apparat empfangen würde, wenn man in demselben eine der ausgemittelten Kohlensäure und dem gebildeten Wasser entsprechende Menge Sauerstoff durch Verbrennung in eine gleiche Menge Kohlensäure und Wasser verwandelt haben würde. Schon durch Anwendung von Dulong's Wärmecoefficienten des Wasserstoffs bei der Berechnung der Despretz'schen Versuche steigert man in manchen Fällen die Wärme um 10 Proc., so daß sie mehr betragen kann als die wirklich erzeugte; durch den Gebrauch der Heß'schen Zahl verwandelt sich das frühere Mittel von 81,1 Proc. in 91,4, indem 32 durch Verbrennung des Wasserstoffs und 49,4 durch Verbrennung des Kohlenstoffs gebildet werden, und wenn man nun noch außerdem Liebig's neuen Coefficienten für den Kohlenstoff einführt, so erhält man als berechnete Wärme bei Despretz 84 — 102,04, als Mittel für die fleischfressenden Thiere 92,4, und für die pflanzenfressenden 96,6. Die Dulong'schen Zahlen steigern sich zu derselben Höhe, wenn man zugleich einen Fehler berichtigt, der durch eine zu geringe Schätzung der latenten Wärme des Wassers in der Berechnung dieses Physikers entstanden ist. Werden zu diesem Zwecke alle Zahlen um $^1/_{19}$ erhöht, so erhält man ebenfalls 96 (83,6 — 104,7) Proc. Allerdings ist nun das Deficit, dessen Erklärung vorher auf verschiedene Weise versucht wurde, so gering, daß es gar keine Berücksichtigung mehr verdient; im Gegentheil jetzt setzt der in vielen Versuchen sich herausstellende Ueberschuß der berechneten Wärme über die abgegebene in Verlegenheit. Dumas hilft sich damit, daß er vermuthet, bei der Ruhe des Thieres in dem Apparate verberge sich ein Theil der Wärme unter der Form von Elektricität, während bei der Bewegung ein Theil der Wirkung der Verbrennung als Muskelkraft verloren gehe.

Gewinnt es nun auch den Anschein, als ob gegen einen solchen Beweis und gegen den Ausspruch solcher Autoritäten kein Zweifel aufkommen könne, so darf uns dies doch nicht abhalten, zuzusehen, ob alle anderen Thatsachen mit der Behauptung, daß alle thierische Wärme aus der Verbrennung ihren Ursprung nehme, in Uebereinstimmung stehen. Zunächst aber handelt es sich noch gar nicht um eine derartige Prüfung, sondern um die Frage, in wie weit die Beweisführung durch die Versuche von Dulong und Despretz richtig ist, in wie weit nämlich die Berechnungen sicher und scharf sind und die Versuchsmethode fehlerfrei ist.

Was nun zuerst die Berechnung anbelangt, so findet sich außer dem Bedenken, welches der stets schwankende Werth der Wärmecoefficienten des Kohlenstoffs, wollen wir auch den des Wasserstoffs als unwiderruflich fest-

Digitized by Google

gestellt sehen, erregt, noch ein ganz anderes, welches selbst Liebig als begründet hat eingestehen müssen. Dulong und Despretz nahmen keinen Anstand, dem Kohlenstoff und Wasserstoff als Bestandtheilen der organischen Substanzen, der Nahrungsmittel und des Blutes, dieselbe erhitzende Kraft bei der Bildung von Kohlensäure und Wasser zuzuschreiben, welche jene beiden Elemente in ihrer reinen Gestalt besitzen. Dies Verfahren schien durch die späteren Untersuchungen von Heß und von Welter vollkommen gerechtfertigt. Jener wollte den Satz gefunden haben, daß die Menge der bei der Verbrennung sich entwickelnden Wärme constant sei, gleichviel, ob die Wärme direct oder indirect oder unterbrochen stattfindet, und daß, wenn zwei Körper sich in mehreren Verhältnissen verbinden, die dabei entwickelten Wärmemengen in einem einfachen Verhältnisse stehen. Dieser ging noch weiter als Heß, indem er aus den Versuchen von Lavoisier, de la Place, Rumford und Despretz folgerte, die durch eine gleiche Menge Sauerstoff entwickelte Wärmemenge sei stets eine gleich große oder stehe bei den verschiedenen Körpern in einem einfachen Verhältnisse. Wäre dieser Satz richtig, so wäre die Wärme aus der vom thierischen Körper verzehrten Menge Sauerstoff sehr genau berechenbar; allein für die Richtigkeit jener beiden Sätze sprechen keineswegs die Resultate der Arbeiten von Despretz, ebenso wenig der von Dulong und von Crawford. Neuerdings fand Grassi, nachdem Ebelmen schon einen Rechnungsfehler bei Heß nachgewiesen hatte, die Verhältnisse der Wärmemenge, welche durch Verbrennung des Kohlendampfes und Kohlenoxydgases erzeugt wird, nicht so einfach, wie Heß angegeben hatte, und zweitens zeigte er, daß der Verlust der Wärme bildenden Kraft, welcher bei dem Zusammentreten von Elementen zu einer verbrennlichen Verbindung erfolgt, den Liebig sehr richtig schon vermuthet hatte, ohne ihn aber bei der Berichtigung der Resultate von Dulong und Despretz in Anschlag zu bringen, sehr beträchtlich ist. Bei dem Verbrennen von Terpenthinöldampf ist die Summe der entwickelten Wärmemenge 2,68 Proc. kleiner, als wenn die darin vorhandene Menge der Bestandtheile einzeln verbrannt wäre. Bei dem Sumpfgas betrug der Verlust 23,6, bei dem ölbildenden Gase 26,6 Proc. Nach Favre und Silbermann giebt dagegen zwar das ölbildende Gas beim Verbrennen eben so viel Wärme wie die Summe seiner Elemente, wenn dieselben getrennt verbrannt werden, aber das Sumpfgas viel weniger. Es müßte, den Wärmecoefficienten für den Kohlenstoff = 8080, für den Wasserstoff = 34462 angenommen, ein Gramm leichtes Kohlenwasserstoffgas 14575 Wärmeeinheiten geben, es wurden aber nur 10578,6 erhalten. Andrews stimmt, obschon er für die Sumpfluft die Zahl 13108 fand, doch darin mit den beiden letzteren Forschern überein, daß bei dem ölbildenden Gase der Verlust an Wärme geringer als bei dem leichten Kohlenwasserstoffgase ist. Nach Favre und Silbermann entwickeln auch die Kohlenstoffhydrate, wie Terpenthinöl und Citronenöl, weniger Wärme, als sie ihrer Zusammensetzung nach geben müßten, auch selbst dann noch, wenn vier Atome Wasserstoff nicht mit in Rechnung gebracht, sondern mit zwei Atomen Sauerstoff als Wasser verbunden angesehen werden. Nur das Fuselöl entspricht in diesem Falle der Voraussetzung. Isomere Körper verhielten sich in Hinsicht der Wärmebildung keineswegs immer gleich. — Es scheint demnach aus den erzählten Thatsachen hervorzugehen, daß in gewissen Körpern durch Verbindung des Kohlenstoffs mit dem Wasserstoff, so wie auch mit Wasser Wärme frei wird, indem bei der Verbrennung der zusammengesetzten Körper die Menge der Wärme nicht einmal

Digitized by Google

derjenigen gleichkommt, welche das Verbrennen des in denselben enthaltenen Kohlenstoffs erzeugen müßte.

Wie viel Wärme nun die Nahrungsstoffe oder die Bestandtheile des Blutes bei dem Verbrennen liefern, ist, mit Ausnahme des Fettes, noch durch keinen Versuch erforscht worden. Wir wissen daher nicht, ob sie mehr oder weniger Wärme bilden als der in ihnen enthaltene Kohlenstoff; es ist uns unbekannt, wie viel Wärme erzeugende Kraft der Kohlenstoff und der Wasserstoff bei ihrem Zusammentreten zur Bildung des Stärkemehls, des Proteins verlieren. Es ist daher nichts weniger als erwiesen, daß man für den Kohlenstoff der im Körper gebildeten Kohlensäure den neuesten Wärmecoefficienten der Holzkohle, und für den Wasserstoff, der sich mit dem absorbirten Sauerstoff verbindet, den für den reinen Wasserstoff gefundenen in Anwendung bringen müsse. Es entbehrt also das Resultat der über die Quelle der thierischen Wärme von Despretz und Dulong angestellten Versuche, auch selbst nach seiner Verbesserung von Liebig und Dumas, noch stets der nothwendigen Genauigkeit, und es wäre leicht möglich, daß der künftig noch vorzunehmende Abzug noch mehr betrüge, als jetzt durch Veränderung der Wärmecoefficienten gewonnen ist, und daß somit die Frage über den Ursprung des Deficits auf den alten Standpunkt zurückgeführt würde.

Die so eben genannten Physiker gingen bei ihrer Berechnung der Wärme aus der ausgeschiedenen Kohlensäure und aus dem absorbirten Sauerstoffgase von der Voraussetzung aus, daß aller in jener enthaltene Sauerstoff nur ein Theil des durch die Lungen aufgenommenen sei; indessen sind sie den Beweis für diese Voraussetzung schuldig geblieben. Würde auch der in der Nahrung enthaltene zur Bildung der Kohlensäure beitragen, so würde sich ohne Zweifel das Resultat der Berechnung ändern. Mag es aus weiter unten zu erörternden Gründen wahrscheinlich sein, daß der im Stärkemehl vorhandene Sauerstoff nur mit dem Wasserstoff sich verbindet oder schon als Wasser im Stärkemehl enthalten ist, so ist dies doch wenigstens noch nicht scharf bewiesen; ganz ungewiß bleibt es aber, wie sich der Sauerstoff des Proteins bei dessen Zersetzung verhält, ob derselbe nicht bei Einwirkung von Alkalien und Wärme auch ohne Zutritt von atmosphärischem Sauerstoff Kohlensäure als Zersetzungsproduct liefern könne. Also auch aus diesem Grunde ist es unläugbar, daß unsere Kenntniß von der Wärmeentwickelung bei der Verbrennung der Blutbestandtheile zur Zeit noch nicht so weit fortgeschritten ist, um genau die Menge der Wärme berechnen zu können, welche auf diesem Wege der thierische Körper bildet, und daß es noch in mancher Hinsicht unbestimmt ist, wie man die von Dulong und Despretz gefundenen Veränderungen der geathmeten Luft zu verwerthen habe.

In Vergleich mit diesem Einwurfe erscheinen alle übrigen, die man gegen die Schärfe der von Despretz und Dulong angewandten Methoden erhoben hat, nur von geringem Gewichte. Die Menge des kohlensauren Gases, welche durch Speise und Getränk in den Körper eingeführt wird und durch die Lungen wieder entweicht, ist jedenfalls nur so gering, daß es bei der Berechnung unberücksichtigt bleiben kann; wäre sie beträchtlich, so würde, weil dann mehr Sauerstoff auf die Wasserbildung käme, die berechnete Wärme höher anzuschlagen sein. Der entgegengesetzte Fall würde eintreten, wenn ein Theil Kohlensäure, den das ausgehauchte Wasser und der abgesonderte Urin verschluckt hätten, nicht mit in Rechnung gebracht worden wäre. — Ferner hat man erinnert, daß das Resultat der in Rede stehenden

Digitized by Google

Versuche deshalb nicht Ansprüche auf Richtigkeit machen könne, weil die bei der Berechnung gebrauchten Bestimmungen der specifischen Wärme des Wassers, der Gase, so wie der Metalle des Apparates ungenau gewesen seien.

Außer diesen gegen die Schärfe der Methode gemachten Einwürfen giebt es noch andere Einwendungen gegen die Richtigkeit des von Despretz und Dulong erhaltenen Resultates, die, weil sie den Vorgang der Oxydation im Körper betreffen, eine ausführlichere Besprechung erfordern. Jene Beobachter fanden bei ihren Versuchen einen beträchtlichen Ueberschuß des absorbirten Sauerstoffs über den als Bestandtheil der ausgeathmeten Kohlensäure wieder ausgeschiedenen, und indem sie diesen als zur Bildung von Wasser verwendet annahmen, gelangten sie zu einer viel größeren Menge von Wärmeeinheiten, als wenn sie bloß aus der Kohlensäure die Wärme berechnet hätten. Gegen jenes Ergebniß und gegen dies Verfahren ist aber die Behauptung aufgestellt worden, daß bei einem normalen Athmen nicht mehr Sauerstoffgas absorbirt werde, als das ausgeschiedene kohlensaure Gas an Raumtheilen betrage, und daß man, wenn dies abnormer Weise vorkomme, keinen Grund habe, aus der Bildung von Wasser den Verlust zu erklären. Was den ersten Punkt anbelangt, so kann sich allerdings die Behauptung auf die Versuche von Allen und Pepys, so wie von Nysten und von Menzies berufen, allein alle neueren Versuche zeigen, daß mehr Sauerstoff verschluckt wird, als in der Kohlensäure sich wiederfindet. Nun wird man aber doch schwerlich allen neueren Beobachtern Schuld geben können, daß sie die Thiere unter abnormen Verhältnissen haben athmen lassen, und ebenso bei den an sich selbst angestellten Versuchen mit großer Anstrengung geathmet haben, während jene Engländer richtig verfahren seien. Im Gegentheil zeigt es sich bei einer genauen Vergleichung verschiedener Verfahrensweisen, daß sich an dem Verfahren der genannten älteren Forscher Ausstellungen machen lassen, die auf das der neueren nicht Anwendung finden, denn Allen und Pepys athmeten unter einem sehr beträchtlichen Quecksilberdrucke und maßen auf eine sehr fehlerhafte Weise das Volumen der ausgeathmeten Luft. Schon die erstaunlich große Menge der von ihnen den Procenten nach bestimmten Kohlensäure würde hinreichen, um die Mangelhaftigkeit ihrer Versuchsmethode zu beweisen. Ohne Zweifel ist es ganz richtig, daß aus ihren Versuchen, so wie aus denen von Legallois hervorgeht, je reicher an Kohlensäure die eingeathmete Luft sei, desto verhältnißmäßig mehr Sauerstoff werde verschluckt, denn auch durch Marchand's Versuche an Fröschen, und durch v. Erlach's Versuche an warmblütigen Thieren wird dies bestätigt; allein man kann nicht behaupten, daß in den Apparaten v. Erlach's, Valentin's, Regnault's und Reiset's der Luftstrom nicht lebhaft genug unterhalten gewesen sei, und daß deshalb jenes Verhältniß zwischen Sauerstoff und kohlensaurem Gase kein normales zu nennen sei. Wenn sich die unter der Glasglocke befindlichen Thiere stundenlang ganz ruhig verhielten, so kann dies wohl als ein Zeichen gelten, daß sie nicht an Athmungsbeschwerden litten. Einzelne Versuche v. Erlach's machen hierin übrigens eine Ausnahme, sie sind indessen nicht mit in die von dem Verfasser gelieferte Berechnung aufgenommen. In einigen anderen Versuchen, in denen der Zutritt der atmosphärischen Luft ein genügender war, könnte vielleicht die große Unruhe der durch die Einsperrung in Angst gerathenen Thiere an der Steigerung der Differenz zwischen beiden Gasen einen Antheil haben, denn es ist aus anderen Beobachtungen bekannt, daß bei heftigem Bauchathmen der Thiere ebenso wie bei dem drückenden Athmen der Menschen die Menge

Digitized by Google

des absorbirten Sauerstoffs relativ zu der der ausgeschiedenen Kohlensäure sich zu vermehren pflegt. Doch würde dies nur auf einzelne eingefangene kleine Thiere, wie namentlich auf Mäuse und Singvögel Anwendung finden können, nicht auf die größeren gezähmten Thiere, namentlich nicht auf die Hunde. Der Vorwurf, daß von der ausgeschiedenen Kohlensäure ein Theil durch das die Luft im Gasometer absperrende Medium verschluckt worden sei, trifft keineswegs die neueren Versuche, in denen entweder Quecksilber oder eine ganz gesättigte Kochsalzlösung gebraucht wurde, wohl aber mehrere der älteren. Ob zu diesen auch die von Despretz gehören, ist sehr zweifelhaft. Bei den zuerst der Pariser Akademie vorgelegten Versuchen hat derselbe gerade so wie Dulong Wasser angewendet; bei seinen späteren muß er aber, obgleich er es bei der Beschreibung der Versuche nicht bestimmt sagt, das Wasser mit Quecksilber vertauscht haben, denn dieselben sind doch aller Wahrscheinlichkeit nach mit dem complicirten verbesserten Apparat angestellt, durch dessen verzögerter Anfertigung er die späte Veröffentlichung seiner Abhandlung entschuldigt. Auch beschreibt er in seinem traité de physique vor der Erzählung seiner Versuche über die Wärme nur denjenigen Apparat, in welchem die Luft über Quecksilber aufgefangen wurde. Obgleich nun an diesem gar kein Mangel zu entdecken ist, so zeigen doch die mit Hülfe desselben gewonnenen Ergebnisse über das Athmen der Thiere viel Aehnlichkeit mit denen von Dulong und unterscheiden sich von den in der neuern Zeit bekannt gemachten sowohl dadurch, daß sie unter sich weniger übereinstimmen im Betreff des Verhältnisses der ausgeschiedenen Kohlensäure zum absorbirten Sauerstoff, als auch dadurch, daß die Menge des zur Bildung von Wasser verwendeten Sauerstoffs im Ganzen viel beträchtlicher ist. Das Schwanken in jenem Verhältnisse war Dulong selbst schon aufgefallen, und vergebens suchte er nach einer Erklärung. Ist von ihm, so wie von Despretz, wirklich alle ausgeschiedene Kohlensäure in Rechnung gebracht worden (was bei Despretz nicht entschieden werden kann, da er das Gewicht der Thiere nicht angegeben hat, bei Dulong aber nicht gerade wahrscheinlich ist, weil die von ihm gefundenen Mengen von Kohlensäure meist nicht niedriger sind, selbst wenn auch Rücksicht darauf genommen wird, daß er hauptsächlich an jungen Thieren experimentirte), so sind wir genöthigt, bei manchen Versuchen dieser Beobachter doch eine Störung des normalen Athmens zu vermuthen.

Wenn wir ferner behaupten, daß die Angaben über die Menge des von den Thieren verbrauchten Sauerstoffs im Verhältniß zu der dafür abgegebenen Kohlensäure in den genannten Versuchen, namentlich in denen Despretz's (die sich außerdem noch alle durch die außerordentlich große Menge des ausgeathmeten Stickstoffs auszeichnen), sich von der Wahrheit mehr entfernen, als dies bei den neueren der Fall ist, so glauben wir dies dadurch beweisen zu können, daß wir zeigen, wie jene, aber nicht diese, mit der Zusammensetzung der Nahrungsmittel in Einklang stehen. Zu diesem Behuf ist es zuerst aber nöthig, eine Uebersicht über das Verhältniß der beiden Gasarten in den bis jetzt bekannt gewordenen an Thieren angestellten Athmungsversuchen zu gewinnen. In der nachfolgenden Tabelle geben die Zahlen die Raumtheile des absorbirten Sauerstoffgases an, um welche dasselbe je 1000 Theile des ausgeschiedenen kohlensauren Gases übertrifft.

Digitized by Go

Warmblüt. Thiere:	Dulong 100—424	Katze:	v. Erlach 196 (2—3 Mon. alt)
	Despretz 128—640		
Pflanzenfresser:	Dulong 100—200	Hund:	Dulong 350 (343 u. 364) (jung)
	Despretz 300		
Fleischfresser:	Dulong 250—424 (meist 333)		Despretz 501 u. 551 (letzterer ganz jung)
	Despretz 500		Regnault u. Reiset 342
Kaninchen:	Dulong 75 (56—94) (2 u. 4 Monat alt)		v. Erlach 231 (8—10 T. alt)
	Despretz 412 (jung)	Thurmfalke:	Dulong 424
	Marchand 283	Uhu:	Despretz 641
	v. Erlach 130	Taube:	Allen u. Pepys 200
	Regnault u. Reiset 92		Dulong 84
Meerschweinchen:	Allen u. Pepys 263		Despretz 299
	Dulong 53 (jung 178)		v. Erlach 143
	Despretz 273		Marchand 291
	v. Erlach 168 (neugeboren)	Huhn:	v. Erlach 93 (1—1½ M. alt)
	Marchand 90		Regnault u. Reiset 93
Eichhörnchen:	v. Erlach 113 (nicht ausgewachsen)	Kröte:	Treviranus 2766
		Frosch:	Treviranus 56
Maus:	v. Erlach 172 (jung)		Marchand 180—300
Igel:	Marchand 1 (in nicht erneuerter Luft)		v. Erlach 169
		Schleihe:	Treviranus 921
Katze:	Dulong 336 (277—374) (jung)	Insekten (Mittel):	Treviranus 126
	Despretz 428	Bienen:	Treviranus 303
		Anneliden:	Treviranus 3000
		Gastropoden:	Treviranus 34

Mit diesen Zahlen haben wir nun das auf dieselbe Weise auszudrückende Verhältniß zu betrachten, welches die Nahrungsmittel im Stande sind zu liefern. 1) 100 Theile Fett, die wir aus 79 C, 11,5 H und 9,5 O zusammengesetzt annehmen, verbrauchen bei der Verbrennung 210,377 O und es kommen auf 1000 Vol. der gebildeten CO^2 noch 392,9 Vol. O, welche zur Verbrennung des H nöthig sind. 2) Das Protein besteht ungefähr aus 55 C, 7 H, 16 N und 22 O. Von dieser Formel muß aber noch diejenige Menge von Elementarstoffen abgezogen werden, welche mit dem nicht verbrennbaren Stickstoffe verbunden durch die Nieren wieder ausgeschieden wird. Obgleich keineswegs aller Stickstoff der verdaueten Nahrung sich in den Bestandtheilen des Urins wiederfindet, weder bei Vögeln, noch auch bei Säugethieren, sondern auf anderen Wegen entfernt wird, namentlich als reiner Stickstoff, sei es durch die Lungen oder, wie Marchand behauptet, durch den Darmkanal, so wollen wir doch der Kürze wegen hier annehmen, daß aller Stickstoff des in das Blut aufgenommenen Proteins durch die Nieren in der Form des Harnstoffs und der Harnsäure ausgeschieden wird [1]). Verhält sich diese zu jenem wie 1 : 20, so haben wir 7,6 C, 2,2 H, 6 N und 9,2 O von jener Formel abzuziehen, und es bleiben dann bloß noch 47,4 C, 4,8 H und 12,8 O übrig. Dieser Rest verlangt 151,886 O zu seiner Verbrennung, und es kommen auf den Wasserstoff, wenn 1000 Theile zur Bildung von Kohlensäure verwendet

[1]) Macht man von den neueren Bestimmungen Regnault's u. Reiset's so wie Marchand's über die Menge des täglich ausgeschiedenen Stickstoffgases eine Anwendung auf den Menschen, so müßte ungefähr ⅙ des in das Blut mit der Nahrung aufgenommenen Stickstoffs reducirt werden. Wenn Barral nur ungefähr die Hälfte des genossenen Stickstoffs in den Ausleerungen wiederfand, so ist ein Fehler in dem Verfahren zu vermuthen, da die directen Messungen des Stickstoffgehalts in der durch Athmen und Hautausdünstung veränderten Luft der Annahme einer so beträchtlichen Ausscheidung entgegenstehen.

Digitized by Google

werden, 203,2 O. Es vermindert sich diese Menge noch etwas, falls man die Oxydation des im Protein enthaltenen Schwefels berücksichtigt und die durch die gebildete Schwefelsäure aus dem kohlensauren Natron ausgetriebene Kohlensäure mit in Rechnung bringt. Bei einem Gehalt von 2 Proc. Schwefel erfordern 100 Theile Protein 2,993 Theile Sauerstoff mehr als angenommen ist, und die ausgeschiedene Kohlensäure beträgt dann 3,68 mehr. Es kommen somit auf 1000 Volum Kohlensäure nur 192,3 Volum Sauerstoff, die nicht zur Bildung jener verbraucht werden. 3) Die zur Nahrung dienenden Kohlenstoffhydrate verlangen nur so viel Sauerstoff zur Verbrennung, als zur Oxydation des Kohlenstoffs nöthig ist; beträgt dieser im Durchschnitt 45 Proc., so verbrauchen 100 Theile der Substanz 119,8 Sauerstoff.

Darüber kann nun gar kein Zweifel sein, daß sich das Verhältniß des beim Athmen absorbirten Sauerstoffs zur ausgeschiedenen Kohlensäure nach der Beschaffenheit der Nahrung richtet. Dulong, Despretz, v. Erlach, Regnault und Reiset geben zwar die Menge des Sauerstoffs sehr verschieden an, aber darin stimmen doch alle überein, daß, ganz der Voraussetzung gemäß, die pflanzenfressenden Thiere verhältnißmäßig weniger Sauerstoff verschlucken als die fleischfressenden. Vergleichen wir die von ihnen gefundenen Zahlen mit den von der Theorie gelieferten, so muß es vor Allem auffallen, daß die von Despretz für beide Thierarten angegebenen viel zu hoch sind. Weniger ist dies bei Dulong der Fall, obgleich derselbe doch mit einem viel unvollständigeren Apparate experimentirte. Auch selbst die noch geringeren Zahlen der neueren Forscher, namentlich die von v. Erlach's, entsprechen noch nicht vollständig der aus der Nahrung berechneten, indem sie, um diesen gleich zu kommen, besonders bei den Pflanzenfressern niedriger sein müßten. Bestehen nämlich die verdaulichen Bestandtheile der vegetabilischen Nahrung aus 10,5 Proc. Protein, 78 Stärkemehl und 3,5 Fett (es ist ist dies die Zusammensetzung des Roggenmehls nach Abzug der unverdaulichen Stoffe und mit dem höchsten Ansatz des Fettgehaltes), so sind auf 1000 Volum Kohlensäure, welche das Thier ausathmet, nur 37 Vol. Sauerstoff erforderlich, um den Wasserstoff der Nahrung zu verbrennen. Wird nun aber mehr Sauerstoff absorbirt, so sind, falls nicht die bei dem Versuche verloren gegangene Kohlensäure eine Täuschung veranlaßt, nur folgende Ursachen möglich, entweder bleibt ein Theil Stärkemehl unverdaut übrig, oder das in das Blut aufgenommene Dextrin und der Traubenzucker werden während der Dauer des Versuchs nicht verbrannt, oder das Product der Verbrennung, die Kohlensäure, kann wegen Erschwerung des Athmens nicht vollständig entweichen; es liegt also entweder die Ursache in der Mangelhaftigkeit der Verdauung oder des Athmens. Auf eine dritte Ursache, daß nämlich aus dem Stärkemehl sich ein noch sauerstoffreicherer Körper bildet, deutet keine einzige Thatsache hin. Die Untersuchung der Excremente bestätigt die Richtigkeit der ersteren Vermuthung, denn niemals, auch nicht bei den Pflanzenfressern, wird aus den Zellen des pflanzlichen Gewebes bei der Verdauung das Stärkemehl vollständig ausgezogen; es muß daher bei der Pflanzenkost stets mehr Sauerstoff von dem Blute verschluckt werden, als die Berechnung voraussetzen läßt. — Auch bei dem Menschen wird sich die Sache auf diese Weise verhalten, falls es nämlich richtig ist, daß sich bei dem Athmen die beiden Gase in dem Verhältniß austauschen, als ob sie sich nach dem Diffusionsgesetz richteten, das jedoch hierbei gar keinen Einfluß ausüben kann. Es kommen, wie Valentin und Brunner angeben, auf 1000 Volum ausgetretenem Kohlensäuregas 174 verschwundenes Sauerstoffgas. Da außer-

Digitized by Google

dem durch die Haut Kohlensäure ausgeschieden wird, die ungefähr $^1/_{40}$—$^1/_{30}$ der von den Lungen abgegebenen beträgt (die im Urin enthaltene ist zu gering, um in Rechnung zu kommen), so wird die Zahl für den Sauerstoff auf 131—145 erniedrigt. Genösse der Mensch täglich 36 Loth fester Nahrung, so müßte dieselbe etwa aus 10 Loth Protein, 8 Loth Fett und 18 Loth Stärkemehl bestehen, um eine Absorption des Sauerstoffs in dem angegebenen Verhältniß zu bedingen. Es ist aber die gewöhnliche Nahrung nicht so reich an Protein und Fett, und eine Berechnung der durchschnittlichen Zusammensetzung der täglich genossenen Nahrung giebt nur 7 Loth Protein, 6 Loth Fett und 23 Loth Stärkemehl. Bei einer solchen Nahrung würden auf 1000 Volum Kohlensäure nur 105 Sauerstoff kommen, die nöthig wären, um den genossenen Wasserstoff zu verbrennen. — Wird ein Thier bloß mit Fett gefüttert, so muß es die höchste Zahl für den Sauerstoff geben, welche überhaupt möglich ist; ebenso auch, wenn bald nach einer fettreichen Mahlzeit sein Athmen untersucht wird, weil das Fett viel rascher vom Blute aufgenommen wird als das Fleisch. Eine größere als der Verbrennung des Fettes entsprechende Absorption des Sauerstoffes hat unter den neuern Beobachtern kein einziger bei den Fleischfressern gefunden, auch selbst Dulong nicht, wenn wir den Versuch mit dem Thurmfalken ausnehmen. — Es kommen in der obigen Tabelle zweitens aber auch Fälle vor, in denen die Zahl für den Sauerstoff geringer ist, als es die Nahrung verlangt. Bei einem Pflanzenfresser, welcher bloß Stärkemehl genossen hat, wäre es möglich, daß der Ueberschuß nur sehr wenig betrüge, nicht mehr nämlich, als die sehr geringe Oxydation des Wasserstoffs in den wesentlichen Bestandtheilen des Bluts und der Muskeln bei dem Stoffwechsel erfordert. Bei einem Fleischfresser dürfte aber normaler Weise die Zahl nicht unter der für das Protein berechneten herabsinken, sondern vielmehr, da in der Regel das Fleisch 10 Proc. Fett enthält, 222 (oder 212 bei Berücksichtigung des Schwefels) betragen. Etwas wird diese Zahl erniedrigt durch die Ausscheidung der Galle; da aber nach meinen Untersuchungen bei Hunden nur durchschnittlich 1,7 Gewichtstheile trockener Galle auf 100 verzehrtes Protein kommen, und nicht alle Galle im Darmkanal niedergeschlagen wird, so habe ich ihren Einfluß ganz unbeachtet gelassen. Wo der tägliche Verlust an Galle beträchtlich ist, muß durch ihn die Menge des Sauerstoffs, welcher bei dem Athmen verschluckt wird, nicht bloß absolut vermindert werden, weil sehr viel Brennmaterial verloren geht, sondern auch relativ zur Kohlensäure, denn Galle erfordert auf 1000 Vol. Kohlensäure, die sie bei dem Verbrennen giebt, noch 290 Vol. Sauerstoff, also fast $^1/_3$ mehr als das Protein. Noch größer als durch die Ausscheidung der Galle wird durch die Bildung von Fett das Verhältniß der beiden Gase verändert. Ohne Zweifel können die Kohlenstoffhydrate innerhalb des thierischen Körpers in Fett verwandelt und als solches in das Zellgewebe abgelagert oder mit der Milch ausgeschieden werden. Auf 100 Theile Stärkemehl werden dabei 43 Proc. Sauerstoff frei, von denen sich gegen 12,8 mit 4,8 Kohlenstoff verbinden, die übrigen 30,2 aber zur Oxydation anderer Bestandtheile der Nahrung dienen können. Auf 1000 Kohlensäure, die bei dieser Umwandlung abgegeben werden, kommen also 2344 Vol. Sauerstoff. Also schon eine geringe Bildung von Fett aus dem Stärkemehl der Pflanzenkost muß die Menge des absorbirten Sauerstoffs im Verhältniß zur ausgeschiedenen Kohlensäure merklich herabdrücken. Kann das Protein im Körper, ähnlich wie bei der Käsebildung oder bei der Fäulniß, in Fett verwandelt werden, was um so weniger unwahrscheinlich ist,

Digitized by Google

da aus dem Protein sich auch die Galle bildet, so muß auch, jedoch in einem geringeren Grade, diese Umsetzung bei den fleischfressenden Thieren in der angegebenen Hinsicht sich bemerkbar machen. — Die allereinfachste Ursache, durch welche in einem nur eine kurze Zeit andauernden Versuche das Verhältniß der ausgeschiedenen Kohlensäure vermehrt wird, ist übrigens, daß das Athemholen und der Kreislauf während der Einsperrung sehr beschleunigt werden, und das Blut sich auch derjenigen Portion von Kohlensäure entledigt, die es bei ruhigem Athmen in arteriellem Blute aufgelöst enthält. Höchst wahrscheinlich verhielt sich die Sache auf diese Weise in denjenigen Versuchen v. Erlach's, welche eine zu geringe Menge Sauerstoff im Verhältniß zur Kohlensäure zeigen.

Wäre es auch nicht nachgewiesen, daß bei dem Athmen im ganz normalen Zustande mehr Sauerstoff aufgenommen wird, als zur Bildung der durch Lungen und Haut ausgehauchten Kohlensäure verbraucht wird, so würde uns also doch schon die Vergleichung der Zusammensetzung der Nahrung mit den ausgeleerten Stoffen nöthigen auf dies Verhältniß zu schließen. Denn da in den Fäces nur 3—5 Proc. des in der genossenen Nahrung befindlichen Wasserstoffs zurückbleiben, ferner nur 6—7 Proc. desselben sich in den festen Bestandtheilen des Urins wiederfinden, und da reines Wasserstoffgas weder durch die Lungen noch durch die Haut, noch durch den Mastdarm (obgleich in der Luft der Gedärme dasselbe oft enthalten ist) ausgeschieden wird, wie dies noch die neueren Untersuchungen von Marchand beweisen, und Ammoniakgas, so wie Kohlenwasserstoffgas nur in sehr geringer Menge abgegeben werden, so bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, der Wasserstoff verbinde sich mit Sauerstoff zu Wasser, welche Verbindung, wie Liebig bemerkt, bei einer niedrigen Temperatur, wie die thierische Wärme ist, noch leichter vor sich gehen muß als die des Kohlenstoffs mit dem Sauerstoff. — Wenn nun aber durch Versuche dargethan wird, daß ein Mensch, der gemischte Kost genießt, wenigstens 120 Grm. Sauerstoff täglich mehr absorbirt als zur Bildung der Kohlensäure nöthig ist, so dient dies ebenfalls zum Beweise, daß durch Bildung von Wasser im Körper Wärme entwickelt wird, da jede Möglichkeit einer anderen Verwendung dieses Sauerstoffs (mit Ausnahme von einigen Gramm zur Oxydation des Schwefels und Phosphors) fehlt.

So sehen wir also, daß Despretz und Dulong durchaus Recht haben, wenn sie behaupten, beim Athmen verschwinde mehr Sauerstoff als zur Oxydation des Kohlenstoffs nöthig ist, und wenn sie diesen Ueberschuß als zur Bildung von Wasser verwendet betrachten. Zugleich aber erkennen wir, daß die von ihnen angegebene Größe dieses Verhältnisses höchst wahrscheinlich in den meisten Versuchen nicht ganz richtig ist, sowohl weil sie nicht der elementaren Zusammensetzung der Nahrungsstoffe und Blutbestandtheile entspricht, als auch weil sie im Widerspruch steht mit der von anderen neueren Beobachtern festgestellten.

Ist nun auch zuzugestehen, daß das von Seiten der Physiker und Chemiker, namentlich von den so eben genannten, eingeschlagene Verfahren, den Antheil nachzuweisen, den die durch das Athmen bedingte Verbrennung an der Erzeugung der thierischen Wärme hat, auf einem ganz richtigen Principe beruht, so darf man doch auch nicht übersehen, daß alle auf dieser Basis geführten Untersuchungen an Mängeln leiden, die bei dem jetzigen Standpunkt der Wissenschaft noch nicht gehoben werden können, indem die Art der Verwerthung der auch noch so genau ermittelten den Gasaustausch beim Athmen betreffenden Ergebnisse zu unsicher ist. Und was die vorliegenden Versuche

Digitized by

von Despretz und Dulong anbelangt, so ist bei ihnen auch selbst in der Bestimmung der Thatsachen, aus denen die erzeugte Wärme berechnet werden muß, eine Unrichtigkeit zu vermuthen. Diese, so wie auch andere in der Schätzung der abgegebenen Wärme gelegene, werden nie ausbleiben, wenn nicht die Beobachtung größere Zeitabschnitte umfaßt, denn, wie C. Bergmann sehr richtig bemerkt, die Bildung der Wärme bleibt sich in einem kleinen Zeitraum keineswegs stets gleich, und die Athmungsproducte entsprechen derselben keineswegs, weil bald mehr, bald weniger Sauerstoff oder Kohlensäure in dem Blute aufgelöst werden kann, so wie andererseits auch der Verlust, das heißt die Abkühlung der äußeren, nicht der inneren Theile nicht immer derselbe ist, so daß also die Voraussetzung, es müsse ebenso wie auf die Dauer, auch hier die Wärmebildung den Wärmeverlust ausgleichen, eine unbegründete ist. Wie zahlreich und wie treffend aber auch diese Einwürfe gegen die Genauigkeit der von Despretz und Dulong erhaltenen Ergebnisse auch sein mögen, durch dieselben wird doch nichts desto weniger unwiderleglich bewiesen, daß die thierische Wärme zu dem bei weitem größten Theile sich aus der Verbrennung von Kohlenstoff und Wasserstoff erklären läßt. Mit dieser Beschränkung ist die Verbrennungstheorie der thierischen Wärme keine bloße Hypothese, sondern eine nothwendige Folgerung aus unzweifelhaften Vordersätzen. Wie viel aber noch aus andern Vorgängen herzuleiten sei, das wird freilich durch jene Versuche nicht bewiesen, und die Physiologie ist auch nach Anerkennnng des hohen Werthes derselben keineswegs der Mühe überhoben, alle Gründe sorgfältig zu prüfen, welche gegen die Annahme der ausschließlichen Entstehung der thierischen Wärme aus der Verbrennung sprechen, und nachzuforschen, ob es nach andere Quellen von Wärme im Körper giebt.

Vergleichung der Höhe der Eigenwärme mit der Stärke der Verbrennung. — Es ist eine ganz gewöhnliche Ansicht, daß eine Vergleichung der Wärmehöhe der verschiedenen Thiere, so wie auch die der Menschen und Thiere in den einzelnen Verhältnissen des Lebens, mit der Stärke der Verbrennung, namentlich mit der Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure, ein Prüfungsmittel der Wahrheit der Verbrennungstheorie sei. Mag noch Manches mangelhaft bei dieser sein, und die Behauptung, daß das Problem, wie die thierische Wärme entstehe, vollständig durch die vorher erzählten Versuche gelöst sei, viel zu gewagt sein, werden sich bei fernerer Prüfung der Verbrennungstheorie auch noch manche Dunkelheiten finden, auf diesem Wege läßt sie sich aber gewiß nicht erhärten noch widerlegen. Allerdings in dem Falle, daß die Berechnung stets einen und denselben Organismus beträfe, welcher durchaus in allen Verhältnissen bis auf die Größe des Athmens sich gleich bliebe, dann ließe sich eine Uebereinstimmung zwischen dieser und der Wärme erwarten. Aber um diese Bedingungen herbeizuführen, würden ganz besondere Veranstaltungen nöthig sein, die am Ende doch nicht vollkommen im Stande wären, die Wärmeverluste des Körpers stets auf derselben Höhe zu halten. Sind es nun nicht gleichartige Körper, die mit einander verglichen werden, Thiere verschiedener Klassen oder Gattungen oder Arten, oder auch nur durch Alter, Geschlecht oder Constitution von einander abweichende Individuen derselben Art, so wird es in dem Maße der Verschiedenheit ihres Baues und der Energie ihrer Functionen immer zweifelhafter, daß ihre Wärme das Maß für die Stärke der in ihnen stattfindenden Verbrennung sei. Dies wird hier eben so wenig der Fall sein, wie es bei zwei verschieden construirten Oefen zutrifft, mögen dieselben auch

Digitized by Google

aus gleichem Stoff bestehen und gleiches Gewicht besitzen. Bei dem einen Ofen geht nämlich von demselben Brennmaterial mehr Wärme verloren als bei dem anderen, und so kann auch der eine thierische Körper mehr Wärme abgeben als der andere und deshalb weniger Wärme bei der Messung zeigen. Wenn außer durch Verbrennung noch Wärme im Körper erzeugt wird, so muß durch deren schwankenden Werth die Uebereinstimmung zwischen Wärmehöhe und Verbrennungsgröße noch unwahrscheinlicher werden. Aus diesen Gründen fehlt es durchaus an der Berechtigung, aus dem Mangel eines constanten Verhältnisses zwischen beiden, selbst wenn auch die Größe der Verbrennung so genau als möglich nicht bloß aus dem verbrannten Kohlenstoff, sondern zugleich auch aus dem Wasserstoff bestimmt und auf gleiche Gewichtstheile berechnet wird, an der Richtigkeit der Verbrennungstheorie der Wärme, das heißt vorbehaltlich der vorher zugestandenen Beschränkung, zu zweifeln. Wir haben hier vorausgesetzt, daß die Verbrennungsgröße so genau als möglich nicht bloß aus der Menge des verbrannten Kohlenstoffs, sondern auch aus der des verzehrten Wasserstoffs bestimmt wird, und die erhaltenen Werthe auf gleiche Gewichtstheile des Körpers berechnet werden; der Wasserstoff pflegt aber bei einer derartigen Zusammenstellung unberücksichtigt gelassen zu werden, weil er nur in sehr wenigen Athmungsversuchen gemessen ist. Es macht aber die durch seine Verbindung mit dem Sauerstoff hervorgebrachte Wärme einen großen Antheil an der gesammten Verbrennungswärme des thierischen Körpers aus. Mit welchen Schwierigkeiten nun aber überhaupt die Bestimmung der durchschnittlichen Athmungsgröße des Menschen und der Thiere verbunden ist, davon haben wir schon im vorigen Kapitel gesprochen; die hierbei möglichen Fehler sind der Art, daß sie selbst bei dem sorgfältigsten Verfahren mit den besten Apparaten nicht vermieden werden können, weil sie in der Einwirkung der abnormen Verhältnisse, unter denen sich der Mensch oder das Thier während des Versuchs befindet, begründet liegen, indem das Athmen nicht seine normale Beschaffenheit beibehält und bald wegen Athmungsbeschwerde zu sehr sinkt, bald wegen großer Unruhe, beim Menschen auch noch wegen Zuwendung der Aufmerksamkeit auf das Athemholen, zu sehr steigt. Der auf diese Weise entstandene Fehler muß um so größer sein, je kürzer die Zeit ist, welche der Versuch dauert. Als ein schlagendes Beispiel, wie auf diese Weise ein falsches Ergebniß sich herausstellt, läßt sich die Behauptung Rigg's anführen, der, nachdem er die Menge des Kohlenstoffs in der Nahrung einer in einem Athmungsapparate eingeschlossenen Maus berechnet und mit der Menge des in Form der Kohlensäure ausgeschiedenen Kohlenstoffs verglichen hatte, sich den Ueberschuß des letzteren über den ersteren nicht anders erklären zu können glaubte, als daß er annahm, der thierische Körper besitze die Fähigkeit, diesen Elementarstoff zu erzeugen. Weil das Blut bald mehr, bald weniger Kohlensäure enthält, ist es für die Bestimmung der Athmungsgröße nicht einerlei, zu welcher Zeit der Versuch seinen Anfang nimmt; die während der Dauer eines kurzen Versuchs abgegebenen Kohlensäure ist nicht immer bloß diejenige, welche während desselben gebildet wird. Wenn z. B. ein Mensch gleich nach dem Erwachen mehr Kohlensäure ausathmet als etwas später, so ist dies höchst wahrscheinlich nur die Folge davon, daß während des Schlafes sich das Gas in dem Körper anhäuft. So giebt es noch andere Verhältnisse, welche auf gleiche Weise verhindern, daß die Summe der in einer bestimmten Zeit erhaltenen Verbrennungsproducte der Größe der Verbrennung während derselben vollkommen entspricht. Aus der in jedem Ver-

Digitized by Google

suche verschiedenen Einwirkung dieser Verhältnisse erklärt es sich, weshalb für ein und dasselbe Thier von den einzelnen Beobachtern eine so sehr verschiedene Athmungsgröße gefunden ist. Ich habe mir die Mühe gegeben, alle bekannten Angaben über das Athmen der Thiere zurückzuführen auf die Menge Kohlenstoff, welche 1000 Gewichtstheile in 24 Stunden liefern, und, wo es anging, auch auf die Menge Sauerstoff, der dabei absorbirt wird: die Tabelle zeigt aber für jedes Thier sehr verschiedene Werthe. Dies ist außer durch die Verschiedenheit der Apparate und durch die schon früher bezeichnete Ungleichheit in der Fütterung der Thiere und in deren Verhalten während des Versuchs, namentlich in Hinsicht der Bewegung, auch durch das verschiedene Alter der Thiere bedingt. Manche Beobachter haben sich absichtlich wegen Beschränkung des Raums nur junger Thiere bedient, und diesem Umstande ist sichtlich die Größe mancher ihrer gefundenen Werthe beizumessen; auch in vielen anderen Versuchen, in denen das Alter der Thiere unbekannt geblieben ist, trägt wahrscheinlich ebenfalls eine derartige Verschiedenheit, selbst bei den als ausgewachsen angegebenen Thieren, zu der Ungleichheit der erhaltenen Resultate bei. — Folgende nach den Beobachtern geordnete Reihen enthalten die Werthe des verbrannten Kohlenstoffs für 1000 Gewichtstheile in 24 Stunden, die entweder aus einem einzigen Versuche oder aus mehreren als Mittelzahl von mir berechnet sind:

Dulong: Taube 26,215, junge Katze 17,01, Meerschweinchen jung 15,76, alt 13,27, Hündchen 12,09, Thurmfalke 11,59, Kaninchen (jung) 9,016.

Treviranus: Insekten 18,25, Frosch 3,035, Gastropoden 1,37, Kröte 0,74, Anneliden 0,5.

Marchand: Kaninchen 9,3, Meerschweinchen 8,75, Frosch 0,878.

Lehmann: Singvögel 88,0, Feldtaube 38,1, Maikäfer 4,85 (4,26 — 5,44), Raupen 3,95 — 7,94, Chrysaliden 0,04 — 0,05.

v. Erlach: junge Maus 80,03, Eichhörnchen (nicht ausgewachsen) 20,87, Hühnchen 17,6, junges Kaninchen 9,27, Taube 6,722, Frosch 0,55.

Regnault und Reiset: Huhn 8,715, Kaninchen 8,152, Hund 7,375.

Valentin: Maus 62,11, Singvogel 52,8, Meerschweinchen 14,94, Taube 13,5, Hühnchen 9,76, Kaninchen 9,76, Frosch 1,26.

Folgt man in der Aufstellung der Reihen dem Verbrauch an Sauerstoff, so treten in den gegebenen folgende Veränderungen ein: bei Dulong kommt der Thurmfalke vor dem Hündchen zu stehen, bei v. Erlach das Hühnchen vor dem Kaninchen; bei Treviranus lautet die Reihe: Kröte, Anneliden, Gastropoden, und bei Regnault und Reiset: Hund, Huhn, Kaninchen.

Diese Reihen stimmen also unter sich nicht überein und liefern kein Ergebniß, welches eine Parallele mit der von der Wärme dieser Thiere gebildeten Reihe gestattete. Sehen wir jedoch von den Ausnahmen ab, die in den aufgezählten Beobachtungen vorkommen, und suchen nur dasjenige Verhältniß zu ermitteln, welches durch die Mehrzahl der Beobachtungen und namentlich durch die neueren bestätigt wird, so finden wir, daß die Menge des auf gleiche Gewichte und gleiche Zeiten verbrannten Kohlenstoffs bei dem Menschen = 1 gesetzt (es ist dabei auf 1000 Gewichtstheilen des Körpers und für 24 Stunden eine Verbrennung von 4,5 Theilen Kohlenstoff angenommen), dieselbe bei dem Frosche 0,2, bei dem Hunde 1,6, bei dem Kaninchen und Meerschweinchen 1,9, bei dem Huhn 1,9 (bis 3,4), bei der Taube 3,0 (bei der Feldtaube bis 8,4), bei den Singvögeln 11,6 (bis 19,4) ist. Allen Angaben über die Menge des verbrannten Kohlenstoffes zufolge kann man nicht daran zweifeln, daß das Athmen bei den Vögeln meist ein kräftigeres als bei den Menschen ist, und daß die Amphibien, wie die Batra-

Digitized by Google

chier zeigen, tiefer als die warmblütigen Geschöpfe, und daß die Fische unter den Wirbelthieren am tiefsten stehen. Ebenso scheint der Mensch außer dem Kohlenstoff auch verhältnißmäßig weniger Wasserstoff als die Säugethiere zu verbrennen. Ob zwischen den fleischfressenden und pflanzenfressenden Thieren ein Unterschied vorhanden ist, läßt sich der vielen Widersprüche wegen nicht mit Bestimmtheit angeben. Ausgemacht scheint es zu sein, daß die Größe der Thiere und die Lebendigkeit einen sehr auffallenden Unterschied in dem Verbrauche der genannten Stoffe bedingen; bei den Säugethieren zeigt, nach v. Erlach, die Maus, bei den Vögeln zeigen, nach Lehmann, die Singvögel ein Athmen, welches das des Menschen wenigstens um das 20fache übertrifft. Es ist möglich, daß das Huhn gerade wegen seiner Größe und Ruhe von den Tauben und Singvögeln durch ein geringeres Athmen sich auszeichnet; auch liegt in der größeren Ruhe vielleicht der Grund, daß eine Haustaube ein viel geringeres Athmen als eine eingefangene Feldtaube zeigt. Ueber das Athmen der Pferde und Kühe existiren keine auf Gewichtstheile zurückgeführten Beobachtungen, doch lassen die Versuche von Lassaigne vermuthen, daß auch diese Thiere eine stärkere Verbrennung als der Mensch besitzen. — Allerdings richtet sich also zwar im Ganzen die Wärme der vier Klassen der Wirbelthiere nach deren Athmen, jedoch nicht so, daß sich eine bestimmte Proportion zwischen beiden bilden ließe. Und was die einzelnen Thiere anbelangt, so stößt man bei einer Vergleichung auf sehr vielfache Abweichungen von dem allgemeinen Gesetze. Es würde nicht ohne Werth sein, für die Fälle, in denen die Absorption des Sauerstoffs nebst der Ausscheidung der Kohlensäure gemessen ist, die aus der ganzen Verbrennung berechneten Wärmemengen mit den Wärmegraden der Thiere zu vergleichen; es fiele aber leider nur das Ergebniß gar zu verschieden aus, je nachdem man von diesem oder von jenem Beobachter die Werthe für den Kohlenstoff und Sauerstoff entnähme. Einen kleinen Versuch dieser Art wollen wir indessen mit den zuletzt bekannt gewordenen Ergebnissen der Untersuchungen über das Athmen machen und für Hund, Kaninchen und Huhn nach den durch ein sehr genaues Verfahren, welches keine andere Fehler haben dürfte als die unvermeidlichen durch die Einsperrung bedingten, gewonnenen Angaben von Regnault und Reiset, so wie für den Menschen nach den Beobachtungen von Valentin über das Athmen mit Hinzufügung des durch die Haut ausgeschiedenen verbrannten Kohlenstoffs, nach Scharling's Bestimmung, die Wärme berechnen, welche auf 1000 Gramme Körpergewicht für 24 Stunden kommt. Derselbe beträgt

	bei dem Menschen,	bei dem Hunde,	bei dem Kaninchen,	bei dem Huhn,
aus C	38350	58075	64200	68630
aus H	8607	28863	8485	9506
	46957	86938	72685	78136.

Daß die Wärmehöhe des Körpers nicht von der Menge der durch Verbrennung entstandenen bestimmt wird, ist ganz klar, denn der Mensch müßte dieser zufolge viel kälter als der Hund, und dieser wärmer als das Huhn sein. — Zeigen nun schon die warmblütigen Thiere, daß es nicht gelingt, auf die Vergleichung des Wärmegrades ihres Körpers mit dem durch das Athmen bestimmten Stoffwechsels einen Beweis für die Richtigkeit der Verbrennungstheorie zu gründen, so widerstreben die an Insekten gemachten Beobachtungen noch mehr der Durchführung einer solchen Parallele. Diese Thiere bilden zwar allerdings zur Zeit, wo ihr Athmen in Folge der hohen

Digitized by Google

Temperatur der Luft und in Folge ihrer lebhaften Bewegung so sehr gesteigert ist, daß es selbst das der Vögel übertrifft, auch Wärme, allein dieselbe bleibt doch hinter der der Vögel weit zurück, und die Maikäfer und Raupen, welche, nach Lehmann, verhältnißmäßig so viel Kohlenstoff verbrennen wie ein erwachsener Mensch, zeigen fast gar keine Wärmeerhöhung über die Temperatur ihrer Umgebung. Die Erklärung dieser Erscheinung wird sich aus der Betrachtung der Wärmeverluste bei kleinen Thieren von selbst ergeben.

Schon eher als bei verschiedenartig gebauten Individuen muß bei den nur in Hinsicht des Alters, des Geschlechts oder der Constitution von einander verschiedenen, die Wärme des Körpers der auf gleiche Gewichtstheile des Körpers berechneten Stärke des Athmens entsprechen. Es sind aber hier die Beobachtungen über das Athmen leider nur zu wenig zahlreich und beschränken sich fast allein auf die Bestimmung der Menge des verbrannten Kohlenstoffs. Ich will hier die wichtigsten Thatsachen zusammenstellen, ohne zugleich für die Fälle, in denen die Wärme nicht dem Athmen entspricht, die Erklärung hinzuzufügen, welche meist wegen der Unvollständigkeit der Thatsachen werthlos sein würde.

Die Wärme des Körpers ist nicht in jedem Lebensalter dieselbe, nämlich in der Kindheit höher als späterhin, besonders als im Greisenalter; in der ersten Zeit des Lebens ist ihre Bildung beschränkt, am auffallendsten bei den blindgeborenen Thieren. Die Untersuchungen über das Athmen der Menschen ergeben vom sechsten Jahre an, mit welchem sie beginnen, eine bis zum Ende des Lebens fortgehende relative Abnahme des Verbrauchs an Kohlenstoff. Von den Ausnahmen, welche unter den Beobachtungen in dem mittleren Alter vorkommen, wissen wir noch nicht, ob sie eine regelmäßige Erscheinung begründen. Weil nicht bei denselben Individuen zugleich auch die Wärme gemessen ist, und weil die Wärme für jedes Lebensjahr noch weniger als das Athmen bestimmt ist, denn die Mittel, welche aus einzelnen, unter sich gar nicht übereinstimmenden Messungen genommen sind, haben wenig Werth, so läßt sich nicht nachweisen, ob den Abweichungen der Athmungsgröße von dem angegebenen Gesetze auch die Wärme des Körpers entspricht. — Bei den Thieren scheinen, so weit die Beobachtungen reichen, Wärmebildung und Athmen während der Entwickelung des Körpers gleichen Schritt zu halten. Junge Hunde von 8 bis 10 Tagen verbrennen eine verhältnißmäßig geringe Menge Kohlenstoff und zeigen nur eine niedrige Wärme; später jedoch steigen bei ihnen Athmen und Wärmebildung, und sie übertreffen dann in beider Hinsicht die ausgewachsenen. Auch bei jungen Meerschweinchen, Kaninchen und Hühnern hat v. Erlach ein stärkeres Athmen als bei alten gefunden, und die Wärmemessungen haben für dieselbe Lebenszeit jener Thiere ebenfalls einen Unterschied in der Wärme ergeben.

Mit der geringeren Entwickelung des Athmens bei den Frauen, wie sie sowohl durch Andral und Gavarret, als auch durch Scharling und durch Barral erwiesen ist, würde das Ergebniß der in der medicinischen Klinik zu Bonn angestellten Wärmemessungen von Frauen und Männern stimmen. Die Schwangerschaft soll nach den beiden französischen Beobachtern die Bildung von Kohlensäure vermehren und scheint auch mit Ausnahme der letzten Monate (bei Hündinnen mit Ausnahme der letzten Wochen) die Bildung der Wärme zu steigern [1]). Die merkwürdige Erscheinung, welche

[1]) Ich fand die Wärme unter der Achsel bei Frauen in dem achten und neunten

Digitized by Google

dieselben Forscher fanden, daß mit dem Aufhören der monatlichen Reinigung das Athmen der Frauen wieder zunimmt, nachdem es seit der Zeit des ersten Eintritts abgenommen hatte, so daß es also von dem 38sten bis 82sten Lebensjahre lebhafter ist als zwischen dem 15ten bis 45sten, hat in der Wärme der Frauen dieser beiden Gruppen noch keine Analogie gefunden, vielmehr widerstreiten einer solchen die in Bonn angestellten Beobachtungen, welche jedoch nur wenig zahlreich sind und die wichtigste Periode von dem 33sten bis 52sten Jahre gerade unbeachtet gelassen haben. In dieser müßte sich aber vorzugsweise ein Unterschied herausstellen, wenn die monatliche Reinigung und nicht das Alter einen Einfluß auf die Wärme ausübte. Bei den Angaben von Andral und Gavarret fällt übrigens die höchst geringe Athmungsgröße für die Frauen zwischen 15 — 45 Jahren auf, die, weil sie durchaus nicht mit der anderer Beobachter übereinstimmt, noch einer ferneren Prüfung zu bedürfen scheint.

Ein befriedigendes Resultat gewährt die Vergleichung des Athmens und der Wärme zu den verschiedenen Tageszeiten. Hier sind zwar auch nicht Athmen und Wärme in demselben Individuum gemessen, allein es ist wenigstens die Proportion der Werthe für eine jede dieser beiden Functionen das Ergebniß der Beobachtungen an einem und demselben Individuum. Die täglichen Schwankungen sowohl der Wärme als des Athmens beweisen sich so constant, daß sie keinem Beobachter entgangen sind. Des Nachts nimmt bei Menschen und Thieren die Aushauchung der Kohlensäure ab, und ebenso die Wärme, beides ganz besonders während des Schlafs; bei Tage zur Mittagszeit erreichen dagegen beide Erscheinungen ihren Höhepunkt. — Gleiche Uebereinstimmung findet sich bei der Bewegung. Wie eine nicht zu anstrengende und nicht zu anhaltende Bewegung die Wärme zu vermehren vermag, ist durch viele Versuche dargethan, und die Steigerung des Athmens durch dieselbe ist von Vierordt, von v. Erlach und neuerdings von Rigg ebenfalls erwiesen. Ausdrücklich sagt v. Erlach, daß in Folge der Bewegung das Athmen der Säugethiere auf die Höhe des Athmens der Vögel gelangen könne.

Es wäre hier der Ort, auch auf Krankheiten die Vergleichung zwischen Athmen und Wärme auszudehnen, zumal da gerade das Ergebniß dieser für die Verbrennungstheorie höchst ungünstig ausfallen soll; um jedoch Wiederholungen zu vermeiden, soll erst weiter unten dieser Gegenstand besprochen werden.

Als ein anderes Verhältniß, welches der Uebereinstimmung in dieser Hinsicht entbehrt, wird auch oft der Winterschlaf angeführt, indem in demselben zwar das Athmen ganz aufhöre, aber die Wärme der Thiere stets mehr als die der umgebenden Luft betrage. Daß ersteres der Fall sei, wird bewiesen durch die Beobachtungen von Spallanzani, Saissy, Marshall Hall und Czermack, denen zufolge während des Winterschlafes die Murmelthiere, Fledermäuse, Siebenschläfer, Igel und Haselmäuse einige Zeit ohne allen Nachtheil im luftleeren Raume, in irrespirabelen Gasarten oder unter Wasser liegen können, der Igel z. B. eine Stunde im kohlensauren Gase, Fledermäuse zwei, und das Murmelthier sogar vier Stunden. Wie die Wärme sich während dieser Zeit verhält, was zu wissen der Beweisführung wegen nöthig wäre, ist aber unbekannt geblieben, da alle Messun-

---

Monat der Schwangerschaft um ungefähr $\frac{1}{3}$° R. geringer als bei nicht Schwangern desselben Alters.

Digitized by

gen der im Winterschlaf befindlichen Thiere sich nur auf den Aufenthalt derselben in atmosphärischer Luft beziehen. Ferner hat Saissy an der Haselmaus und Fledermaus beobachtet, daß bei 0° die Aufnahme von Sauerstoff, ebenso Spallanzani an der Fledermaus, daß bei — 9° R. die Ausscheidung der Kohlensäure aufhöre. Indessen fand Letzterer, daß in einer Temperatur von — 3½° R. diese Thiere im Winterschlaf doch noch etwas Kohlensäure absondern, und Marshall Hall wies nach, daß sie bei + 3,6 — 4° etwa 1/120 von der Luftmenge verbrauchen, deren sie im wachen Zustande bedürfen. Daß das Athmen während des Winterschlafes nicht still steht, wird am bestimmtesten erkannt durch den beträchtlichen Gewichtsverlust, den alle Winterschläfer erleiden und den Prunelle gemessen hat. Der Sauerstoff, ohne dessen Aufnahme das Fett nicht verzehrt werden könnte, dringt in die Lunge entweder vermittelst seltener tiefer Athemzüge oder in Folge schwacher Oscillationen des Zwerchfells. Da die Herzthätigkeit während des Winterschlafes nicht ganz still steht, und eine gewisse Blutbewegung andauert, so muß ein schwacher Austausch der Gase auch ohne Athmungsbewegung stattfinden können. Wird von Zeit zu Zeit von den Thieren eine größere Menge atmosphärischer Luft eingeathmet, so zehren dieselben an ihr so lange, bis aller Sauerstoff verschwunden ist, gerade so wie die Schnecken hinter ihrem Deckel Kohlensäure bilden und allen eingeschlossenen Sauerstoff verbrauchen, und wie die Kröten mit ausgedehnten Lungen sich verkriechen und den mitgenommenen Sauerstoff langsam verarbeiten. Da die Verbrennung bei den Winterschläfern hauptsächlich auf Kosten des abgelagerten Fettes geschieht, so muß die Bildung von Kohlensäure im Verhältniß zu der des Wassers geringer sein als bei anderen Thieren. — Was die Wärme der im Winterschlaf liegenden Thiere anbelangt, so ist es allerdings eine unläugbare Thatsache, daß eine gewisse Eigenwärme sich bei denselben vorfindet, auch selbst dann, wenn in sehr niedriger Temperatur das Athmen kaum mehr bemerkbar ist oder für einige Zeit gänzlich aufhört. Sie ist jedoch nur in den inneren Theilen, namentlich zwischen Zwerchfell und Leber, zu bemerken. Daß sie sich hier so lange hält, hängt davon ab, daß der Verlust an Wärme so äußerst gering bei diesen Thieren ist, die, in einem Knäuel zusammengerollt, durch Haare und Fettpolster vortrefflich gegen das Eindringen der Kälte geschützt sind.

Wie eine sehr geringe Verbrennungswärme sich ansammeln könne, wenn nur der Verlust sehr beschränkt ist, zeigen auch die Eier der Vögel und Schlangen, wenn sie von einem schlechten Wärmeleiter umgeben sind. Nach Valenciennes' Beobachtung läßt sich an der Entstehung der Wärme in Eiern nicht mehr zweifeln, und die Oxydation in den Hühnereiern ist von Baudrimont und Martin St. Ange genügend bewiesen. Der Lebenszustand der Winterschläfer ist dem eines Eies recht gut vergleichbar.

Daß die Wärme der Pflanzen auch von einer Verbrennung herrühre, wird von den Gegnern der Verbrennungstheorie verneint und als ein Beweis, daß auch ohne Oxydation sich in lebenden Organismen Wärme bilden könne, benutzt. Es ist aus diesem Grunde unerläßlich, bei der thierischen Wärme auch der der Pflanzen zu gedenken. Daß in denselben, wenngleich sie so wenig wie die kaltblütigen Thiere eine beständige Eigenwärme besitzen, eine höhere Wärme als in der umgebenden Luft zu Zeiten wahrzunehmen ist, dies hat eine große Zahl von Beobachtern erwiesen. In der Blüthe mancher Pflanzen, namentlich in der verschiedener Arten von arum (cordifolium, das mit der colocasia odora gleichbedeutend ist, dracunculus, maculatum und

Digitized by Google

italicum), sowie auch in niederem Grade in der anderer Pflanzen (des colladium pinnatifidum, der calla aethiopica und verschiedener Cucurbitaceen), sind beträchtliche Wärmegrade beobachtet worden. Eine große Anzahl von Blüthen bot eine Wärme von 1—3°, viele von 5—9°, einige (die colocasia odora) von 17½° R. und noch selbst eine noch höhere über die der Atmosphäre dar. Aber nicht bloß in der Blumen- oder Blüthenscheide, sondern auch in andern Theilen haben die neueren Untersuchungen, zu denen man die thermoelektrischen Nadeln benutzte, einen gewissen, wenn auch viel geringeren Ueberschuß an Wärme über die der Luft nachgewiesen, so in den Ovarien, in den Blättern, in jungen Trieben (z. B. von rosa canina und sambucus nigra), in den grünen Fruchttheilen und auch selbst in den Stengeln, jedoch in diesen am seltensten. Die Pilze stehen hinter den Phanerogamen, wenn wir deren Blüthe ausnehmen, nicht zurück. Beim Keimen des Samens fehlt die Steigerung nie. — Da nun die Pflanzen nicht wie die Thiere athmen, sondern im Gegentheil Kohlensäure und Wasser zersetzen, den Kohlenstoff und den Wasserstoff festhalten und den Sauerstoff fahren lassen, so scheint bei ihnen die Wärme aus einer ganz anderen Quelle zu entspringen. Die Pflanzen empfangen von der Luft fortwährend eine gewisse Summe von Wärme und nehmen die Wärme der Sonnenstrahlen auf; dagegen müssen sie durch die Ausdünstung ihrer Blätter beständig eine gewisse Summe von Wärme verlieren. In den Theilen, in welchen die Ausdünstung gering ist, wird sich die Wärme, wenn die der Atmosphäre rasch sinkt, länger erhalten, als in denjenigen, in welchen dieselbe lebhaft vor sich geht. Dies ist der Grund, weshalb die Stämme der Bäume, in welchen keine chemische Thätigkeit stattfindet, zu Zeiten wärmer sind als die Luft. Die Aufnahme von Wasser aus einer Erde, welche die Luft an Wärme übertrifft, die Bewegung der Stämme und Aeste sind von geringerer Wichtigkeit, aber immer doch auch als Ursachen der Wärme zu beachten. Eine Verminderung der Ausdünstung kann bei den stark duftenden Blumen, zu denen diejenigen gehören, an welchen die höchste Steigerung der Wärme beobachtet ist, durch die Schwängerung der nächsten sie umgebenden Luftschicht mit Dämpfen ätherischen Oels bewirkt werden. Wie groß die Wirkung eines für Feuchtigkeit undurchdringlichen Ueberzuges auf die Vermehrung der Wärme eines Theils einer Pflanze sein kann, darüber liegen schon Versuche vor. Es behält dann ein so geschützter Theil die mitgetheilte Wärme länger, und es ist weniger eigene Entwickelung von Wärme erforderlich, um einen Unterschied zwischen ihm und der Atmosphäre hervorzubringen. Daß nun aber eine Verbrennung in den warmen Blüthen der genannten Pflanzen vor sich gehe, folgt aus der Menge der Kohlensäure, welche sie aushauchen, und aus dem Umstande, daß im Sauerstoffgas sowohl die Bildung dieses Gases, als auch die der Wärme größer ist als in atmosphärischer Luft. Hört beides in Stickstoffgas nicht ganz auf, so kann dies daher rühren, daß die übrigen Theile der Pflanze stets Sauerstoff durch Zerlegung des Wassers liefern. Wenn nicht überall bei den Pflanzen die Erzeugung der Wärme mit der Aufnahme von Sauerstoff in einem gleichen Verhältniß steht, so würde dies dann erst einen Einwurf gegen die Erklärung der Wärme aus der Verbindung des Sauerstoffs abgeben, wenn die Größe der Verdunstung dabei berücksichtigt ist. Die bloße Abgabe der Kohlensäure ist natürlich nie ein Maß für die Verbrennung, weil sie unter Umständen bloß in einer Aushauchung der durch die Wurzeln aufgenommenen bestehen könnte. Daß jedoch nicht alle in der Pflanze ausgeschiedene Kohlensäure dieses Ursprungs ist, wird durch Versuche an Pflanzen, die mit nicht kohlensäure-

Digitized by Google

haltigem Wasser bewässert wurden, und an Pilzen und Schwämmen bewiesen. Und was die Entstehung dieses Gases in saftreichen Blüthen, Blüthenscheiden und Ovarien anbelangt, so findet zur Zeit der vermehrten Wärme in denselben der entgegengesetzte Vorgang von dem statt, welcher das Wachsen bedingt; die Anbildung macht hier der Rückbildung Platz. Während sonst beide Vorgänge nach den Entwickelungsstufen der Pflanzen, vielleicht auch nach den Tageszeiten in der ganzen Pflanze mit einander abwechseln, sind jetzt beide in derselben Pflanze gleichzeitig vorhanden und nur durch den Raum geschieden. Es hat sich in jenen Pflanzentheilen Stärkemehl und Zucker angesammelt, und beide Substanzen verschwinden, wie nachgewiesen ist, durch die Aufnahme von Sauerstoff. Sonst verwandelt sich das Stärkemehl durch Abgabe von Sauerstoff in Chlorophyll, jetzt aber in Dextrin und Zucker, und dieser bildet als Zersetzungsproducte Kohlensäure und Wasser, wobei natürlich Wärme frei werden muß.

Für die Prüfung der Verbrennungstheorie durch die Vergleichung der Wärmehöhe mit der Stärke des Athmens sind ohne Zweifel die Ergebnisse von Versuchen, in denen das Athmen verändert und zugleich die Wärme gemessen wurde, von größerem Werthe als die zwischen verschiedenen Thierarten gezogene Parallele. Doch muß man in allen Fällen, in denen keine Veränderung der Wärme bei Vermehrung oder Verminderung des Athmens gefunden wird, nicht vergessen, daß, je tiefer die Körpertheile liegen, desto längere Zeit erforderlich ist, bis in ihnen die Wirkung des abnormen Athmens sich zeigt, und auf der anderen Seite darf man nicht übersehen, daß, je weiter die Theile vom Herzen entfernt sind, desto eher eine Abweichung der normalen Herzthätigkeit in ihnen ein Steigen oder Fallen der Wärme hervorzubringen im Stande ist, das von dem Athmen ganz unabhängig ist. In den meisten Versuchen dieser Art entspricht die gefundene Veränderung der Wärme der gleichzeitig im Athmen bewirkten. Zu denselben sind, außer der Durchschneidung der beiden nervi vagi, welche überall da, wo sie eine Erschwerniß des Athemholens hervorbringt, auch die Wärme herabsetzt, namentlich die Versuche Legallois' zu zählen. Bei Thieren, die er in Stickstoffgas oder in einer kohlensäurehaltigen oder in verdünnter atmosphärischer Luft athmen ließ, sank die Wärme ziemlich in dem Maße, als dieselben weniger Kohlensäure ausathmeten, und noch viel genauer in dem Maße, als sie Sauerstoff absorbirten. Dieselbe Wirkung des Athmens einer an Kohlensäure reichen Luft hatte 1796 schon Muhry beobachtet. Dem Athmen von Sauerstoffgas folgte dagegen eine Vermehrung der Wärme. Auch Allen und Pepys, welche eine kurze Zeit reines Sauerstoffgas einathmeten, wobei sie mehr Kohlensäure als sonst ausschieden, fanden in ihren äußeren Theilen etwas Erhöhung der Wärme (um $0^{0},11$ R.), und hatten in ihrem ganzen Körper das Gefühl einer angenehmen Wärmezunahme. L. Ph. Zimmermann, welcher Versuche über die Wirkungen des Stickstoffoxydulgases bei Thieren anstellte, führt unter denselben einen größeren Verbrauch von Sauerstoff und eine höhere Wärme auf. — Nicht in allen Fällen, in denen die Wärme unter abnormen Verhältnissen gemessen wurde, entsprach übrigens dieselbe der Stärke des Athemholens. Mit Uebergehung der sehr wichtigen Versuche B. Brodie's, welche eine Abnahme der Wärme ohne gestörte Ausscheidung von Kohlensäure zeigten, wie bei der Frage über den Einfluß des Nervensystems auf die Wärme ausführlich berichtet werden wird, sind meines Wissens nur folgende zwei Ausnahmen hierher zu zählen. In einer Versuchsart Legallois' sank die Wärme der Hunde, ohne daß die Menge

Digitized by Google

des eingeathmeten Sauerstoffs sich verminderte, und ungeachtet zuweilen diese sich vermehrte. Es war dies der Fall, wenn die Hunde mit dem Rücken auf ein Brett geschnallt wurden; jedoch durfte dies nicht zu fest geschehen, sonst sank auch mit der Wärme die Intensität des Athmens. Diese Abnahme der Wärme, welche, nach Chossat, ihren höchsten Grad nach Verlauf von 2—3 Stunden erreicht, ist nicht von einer sichtbaren Störung des Athemholens und des Herzschlages begleitet. Höchst wahrscheinlich findet sie ihre Erklärung in der Vermehrung der Verdampfungsfläche, welche durch Entfernung der Schenkel vom Bauch entstand. Der Unterschied, den die Art des Festschnallens auf die Aufnahme des Sauerstoffs beim Athmen ausübte, möchte wohl darin seinen Grund haben, daß die Athmungsbewegungen durch das zu starke Anziehen der Riemen beschränkt wurden, bei loser Befestigung aber an Häufigkeit und Tiefe zunahmen. Diese Zunahme betrug indessen nicht soviel, daß durch sie der größere Verlust an Wärme ersetzt werden konnte. Einen diesem gerade entgegengesetzten Ausnahmsfall, nämlich Zunahme der Wärme bei Hemmung des Athmens, fand Fr. Nasse. Bei warmblütigen Thieren mit zugebundener Luftröhre brachte ein Schlag auf den Kopf oder ein durch den Körper geleiteter elektrischer Strom eine momentane Erhöhung der Wärme hervor. Wie man sich die Entstehung derselben zu erklären habe, bleibe vorläufig dahingestellt.

Da die Stärke der Verbrennung sich in der Gesundheit nach der Menge des in den Körper eingeführten Brennmaterials innerhalb gewisser Gränzen richtet, und die Abhängigkeit der thierischen Wärme von der Verbrennung sich nicht durch momentane, sondern durch eine gewisse Zeit andauernde Veränderung der Wärme zeigt, so ist zu erwarten, daß nirgends sich eher eine Uebereinstimmung zwischen Athmen und Wärmehöhe herausstellen werde als gerade bei den durch die Nahrung herbeigeführten Schwankungen. Wenn sich nun bei Entziehung aller Nahrung, wie sich voraussetzen ließ, die Aufnahme von Sauerstoff und die Ausscheidung von Kohlensäure beträchtlich mindert, was Marchand bei Fröschen und Meerschweinchen, Bousfingault und ferner Letellier bei Tauben gefunden haben (bei den Meerschweinchen betrug die Abnahme täglich 37,5, bei den Tauben 49,8 und selbst 55,3 Proc.), und wenn demungeachtet die Wärme der Thiere, wie behauptet wird, nicht sinkt, so könnte es scheinen, als ob hierin ein kräftiger, oft schon geltend gemachter Einwurf gegen die Verbrennungstheorie der thierischen Wärme liege; allein eine genauere Prüfung ist im Stande, dieser Thatsache ihre Beweiskraft zu nehmen. Dadurch, daß man darauf aufmerksam macht, daß das Körpergewicht der Thiere bei dem Hungern sehr abnimmt, also nur eine geringere Körpermasse zu erwärmen ist, daß ferner die Kohlensäure nicht das richtige Maß für die Intensität des Athmens, namentlich während des Hungerns, abgiebt, weil dann verhältnißmäßig mehr Fett verbrannt wird, welches im Verhältniß zu seinem Gehalt an Kohlenstoff mehr Sauerstoff verlangt als die Cerealien (diese auf 1000 Volum. Kohlensäuregas 37 Volum. Sauerstoff, jenes 392,9), hat man noch nicht auf eine genügende Weise diesen Widerspruch aufgeklärt; denn die geringe Abnahme der Wärme, wie sie Chossat bei hungernden Tauben gefunden hat, möchte doch immer noch nicht in dem richtigen Verhältniß stehen zu der beträchtlichen des Athmens. Es frägt sich aber, ob wirklich die Wärme sich nicht oder nur unbeträchtlich vermindert, namentlich ob die Beobachtungen Chossat's zu dieser Annahme berechtigen. Es ist meines Erachtens durchaus unrichtig, die Wärme der hungernden Thiere nach derjenigen zu bestimmen, welche sie in dem aufge-

Digitized by Google

regten Zustande während der Untersuchung zeigen, denn beim Einfangen der wachenden Vögel steigt jedesmal die Wärme sehr beträchtlich. Ferner kommt es auf die Tageszeit an, zu welcher man die Messung vornimmt, denn jedes hungernde Thier leidet bei Tage an Fieberanfällen. Ein solches in der Nacht aus dem Schlaf genommenes Thier bietet, weil dann Aufregung und Fieber fehlen, eine beträchtlich stärker gesunkene Wärme als ein vorher gefüttertes dar. Bei allen Tauben sinkt zwar Nachts die Wärme, bei den hungernden aber um 2—3° mehr als bei den anderen. Wird die Entziehung der Nahrung fortgesetzt, so verfällt das Thier in einen dem Schlaf ähnlichen lethargischen Zustand, der von selbst nur durch fieberähnliche Anfälle und außerdem durch künstliche Aufregung unterbrochen wird, und zeigt dann auch eine diesem Zustande entsprechende Verminderung der Wärme. Da nun ferner diese vorzugsweise die Gliedmaßen betrifft, so wird der Verlust an Wärme zum Vortheil der inneren Theile, zu denen auch die zur Messung benutzte Kloake gehört, beschränkt. Dann verhalten sich auch die hungernden Thiere fortwährend ganz ruhig und verlieren deshalb weniger Wärme als die gefütterten. Endlich ist auch noch zu erwähnen, daß wegen Trockenheit der Haut sich die Abgabe der Wärme an der Oberfläche vermindern muß. — Um zu entdecken, ob mit der Menge der verbrannten Stoffe die Wärme gleichen Schritt hält, wäre nicht nöthig, die Athmungsproducte aufzufangen, sondern nur die Menge der genossenen und in den Excrementen sich nicht wieder vorfindenden Nahrungsstoffe zu wiegen. Ersteres für sich allein ist nicht zureichend; denn bei zu reichlicher Nahrung wird von keinem Thiere, namentlich nicht von Vögeln, wie Boussingault's Untersuchungen an Enten gezeigt haben, auch die leicht verdaulichste vollkommen aufgesogen, sowohl weil sie früher den Magen verläßt und eher mit der Galle in Berührung tritt, als sie zur Auflösung vorbereitet ist, und auch weil sie selbst nach völliger Auflösung rascher ausgeleert wird, als sie aufgesogen werden kann. Wird die Nahrung gewechselt, so ist die Analyse der Fäces um so nöthiger, weil ein und derselbe Verdauungsapparat von verschiedener Kost nicht verhältnißmäßig gleiche Menge fester Bestandtheile zu verdauen fähig ist, und von der Nahrung bald eine größere, bald eine geringere Menge unverdaut wieder ausleert, so daß also dann die Athmungsproducte nicht der Menge des genossenen Brennmaterials entsprechen. Es hat freilich auch die Fähigkeit des Körpers, nach der Menge des aufgesogenen Brennmaterials die Absorption des Sauerstoffs einzurichten, auch ihre Gränzen, und wo sie nicht zureichend ist, sieht man unverbrannte Stoffe als Fett sich ablagern oder als abnorm vermehrte Galle den Körper wieder verlassen; jedoch sind die dadurch entstehenden Fehler zu unbedeutend, um den Werth zu verringern, den solche Untersuchungen für die Lehre von dem Ursprung der thierischen Wärme und der Verbrennung besäßen, in welcher während längerer Zeit die Wärme des Körpers mit der Menge des aufgenommenen Brennmaterials verglichen würde. Beträfe die Schätzung der Wärme den jedesmaligen Verlust und nicht bloß die im Körper angehäufte Wärme, so würde durch Vergleichung des Verlustes mit der aus der Nahrung berechneten Wärme sich am sichersten die Wahrheit der Verbrennungstheorie herausstellen. Nun fehlen aber leider in den vorhandenen Versuchen über die Verdaulichkeit der einzelnen Nahrungsmittel alle Angaben über die Wärmehöhe der Thiere, und es stehen mir zu einer Vergleichung gar keine anderen Versuche zu Gebote als meine eigenen an Hühnern angestellten, die freilich nur unvollkommen sind, weil mit der Wärme der Thiere bloß die Menge der aus den gefressenen Nahrungsstoffen berechneten Wärme verglichen

Digitized by Google

würde. Indessen trotz dieser Unvollkommenheit haben diese Versuche, die ich anderswo ausführlicher mittheilen werde, beachtenswerthe Ergebnisse geliefert, indem sie zeigen, daß die innere Wärme der Hühner mit der Menge des verzehrten Brennmaterials oder mit der aus derselben berechneten Wärme fast ganz gleichen Schritt hält, und daß die Menge der von den Thieren freiwillig, bei dargebotenem Ueberfluß an Futter, aufgenommenen Nahrung, die der Masse nach bei verschiedener Kost sehr verschieden ist, hauptsächlich bestimmt wird durch die Menge der Wärme, welche dieselbe zu bilden im Stande ist.

Bei dem Menschen finden wir nach dem Klima und der Jahreszeit nicht bloß eine Verschiedenheit in der Menge der Nahrung, zu deren Aufnahme der Instinkt sie veranlaßt, sondern auch eine Verschiedenheit in der Wahl der Nahrungsmittel, indem unter den einen Verhältnissen diese Nahrung vorgezogen und jene verabscheut wird, und unter den andern das Umgekehrte eintritt. Wenn nun mit dem Bedürfniß, mehr oder weniger Wärme zu bilden, nicht bloß die Menge der Nahrung, über welche weiter unten bei der Recompensation Berechnungen folgen sollen, sondern auch die Art derselben übereinstimmt, so liegt darin eine offenbare Bestätigung derjenigen Ansicht, nach welcher die thierische Wärme aus der Verbrennung entsteht. Was nun die Zusammensetzung der Nahrung anbelangt, die wir hier näher betrachten wollen, so ist es eine ausgemachte Thatsache, daß in der Kälte ein Verlangen nach Fleischnahrung und nach Fett sich zeigt, und daß in der Wärme Pflanzennahrung, besonders stärkemehl- und zuckerhaltige und säuerliche, vorgezogen wird. — Die Wärme, welche gleiche Gewichte dieser Nahrungsstoffe geben, ist aber gewiß sehr verschieden, besonders wenn man den Sauerstoff, den sie enthalten, schon als mit Wasserstoff verbunden in dem Stärkemehl und in dem Zucker annimmt, wozu man, da in diesen Stoffen sich nur soviel Sauerstoff vorfindet, als zur Oxydation des Wasserstoffes nöthig ist, und da bei der Umwandlung des Stärkemehls in Dextrin, Traubenzucker und Essigsäure nur der Gehalt an Wasser sich ändert, und da andere Kohlenstoffhydrate auch nicht eine Verbrennungswärme für den Wasserstoff geben, vollkommen berechtigt ist. Von manchen Kohlenstoffhydraten wird bei der Verbrennung sogar weniger Wärme gebildet, als der in ihnen enthaltene Kohlenstoff für sich allein entwickeln würde. — Wie man bei dem Fette mit dem Sauerstoff zu verfahren habe, ob man ihn als noch nicht verbunden mit dem Kohlenstoff oder Wasserstoff oder in Verbindung mit diesem oder jenem zu betrachten habe, läßt sich aus der Vergleichung der berechneten mit der durch den Versuch erhaltenen Wärme nicht genau bestimmen, theils weil die Ergebnisse der Versuche von Lavoisier und de la Place und von Rumford bei den einzelnen Fetten nicht übereinstimmen, theils weil die Menge des Sauerstoffs in den Fetten nur gering ist, und es daher keinen auffallenden Unterschied macht, ob man den Sauerstoff als einen Bestandtheil der Kohlensäure oder des Wassers betrachtet; es scheint indessen nach den bisher bekannten Untersuchungen, daß die gefundene Verbrennungswärme des Fettes viel geringer ist als die, welche aus dem Gehalt an Kohlenstoff und Wasserstoff hergeleitet werden kann, und derjenigen näher kommt, die man erhält, wenn man den Sauerstoff als einen Bestandtheil des Wassers berechnet. — Auf welche Weise nun bei den stickstoffhaltigen Körpern der Sauerstoff in Rechnung zu bringen sei, das ist noch weniger mit Bestimmtheit zu sagen; am wichtigsten dürfte es aber wohl sein, auch hier den Sauerstoff nicht als frei, sondern als mit dem Wasserstoff verbunden anzusehen. Dabei sind von

Digitized by Google

jedem Gramm Protein soviel Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff abzuziehen, als in Verbindung mit dem Stickstoff durch die Nieren wieder fortgehen. Berechnet man mit Benutzung der oben für den Kohlenstoff und Wasserstoff angenommenen Wärmecoefficienten die Wärme, welche die drei hauptsächlichsten Nahrungsstoffe nach ihrer oben angegebenen procentischen Zusammensetzung bei der Zersetzung im Blute bilden, so ergeben sich, je nachdem man entweder a) den in ihnen enthaltenen Sauerstoff als ebenfalls mit dem Wasserstoff, oder b) nur mit dem Kohlenstoff, oder c) noch als gar nicht mit diesen beiden Elementen verbunden annimmt, folgende Wärmeeinheiten:

1) 1 Grm. Protein giebt	a) 4836,	2) 1 Grm. Fett a) 9774,	3) 1 Grm. Stärkemehl a) 3544.
	b) 5008,	b) 9901,	b) 4161.
	c) 5386,	c) 10882,	c) 5649.

Da das Fleisch stets Fett einschließt, im Durchschnitt $^1/_{10}$ seines Gewichts, so steigt dadurch die Zahl a des Proteins auf 5430. Das Brot muß, weil es außer Stärkemehl auch noch Protein und Fett enthält, mehr Wärme als jenes für sich allein geben; besteht das Roggenmehl aus 0,78 Stärkemehl, 0,105 Protein, 0,035 Fett und 0,08 Faser, so erhält man für 1 Grm. bei Anwendung der obigen unter a angeführten Werthe 3615 und, falls das Mehl ohne Faser angenommen wird, 3929 Wärmeeinheiten. Der Reis, welcher arm an Protein und Fett ist, nähert sich sehr dem Stärkemehl in Hinsicht seiner Verbrennungswärme. Am geringsten fällt diese bei den fleischigen Früchten aus; denn erstens enthalten dieselben überhaupt wenig verdauliche Bestandtheile, und zweitens bilden diese, namentlich die Pflanzensäuren, noch weniger Wärme als Stärkemehl. So beträgt die Wärme für die Weinsäure, wenn aller Sauerstoff zuerst mit Wasserstoff und der Rest mit Kohlenstoff verbunden gedacht wird, so daß nur 22,72 Proc. noch zur Oxydation übrig bleiben, nur 1798; wenn er als ein Theil der Kohlensäure betrachtet wird, 2863, und wenn er als unvereinigt angenommen wird, 3907 Einheiten. Es ist daher nun sehr begreiflich, daß die nicht fette vegetabilische Nahrung, weil sie weniger Wärme bildet als die thierische, besonders als eine fettreiche bei hoher Temperatur der Luft mehr zusagt als diese. Dies gilt für gleiche Gewichte. Da aber nun fast durchgängig jene in dem Zustande, in welchem sie auf den Tisch zu kommen pflegt, mehr Wasser einschließt als diese, die Sättigung aber zum Theil durch die Masse der Speise bedingt wird, so werden von einer vegetabilischen Kost bei einer bis zur Sättigung fortgesetzten Mahlzeit weniger feste Bestandtheile verzehrt als von einer thierischen. Dazu, daß die pflanzliche Nahrung weniger erhitzt als die stickstoffreiche, trägt auch der Umstand bei, daß sie die Hautausdünstung stärker vermehrt und die Herzthätigkeit weniger anregt.

Unter den Stoffen, welche unserem Körper einverleibt zu werden pflegen, giebt es einen, der, obgleich er sehr leicht und völlig verbrennbar ist, doch die thierische Wärme, statt zu erhöhen, meist herabsetzt. Es ist dies der Weingeist, ein Stoff, dessen Verbrennungswärme für einen Gramm (von 0,7959 spec. Gew. bei 15° C.) 6850 Einheiten beträgt. Er vermehrt nur die Wärme des menschlichen Körpers, wenn er in seltenen kleinen Portionen genossen wird, und dann auch wahrscheinlich mehr in den äußeren Theilen als in den inneren. Die Ursache dieser erwärmenden Wirkung, als deren Maß nicht das hier sehr täuschende subjective Gefühl gelten kann, liegt nicht in der stärkeren Verbrennung, denn sonst würde die Aufnahme des schnell in das Blut eindringenden, bei der Verbrennung noch mehr Wärme bildenden Fettes einen gleichen Erfolg haben, sondern in der Erregung der

Digitized by Google

Herzthätigkeit. Größere Gaben, ja selbst schon eine mäßige Menge Wein, setzt dagegen die Wärme herab, nicht bloß in der Haut, sondern, wie ich in zahlreichen Versuchen an Thieren beobachtet habe, auch in den tiefer gelegenen Theilen. Ganz ähnlich dem Alkohol wirkt der Aether, auch selbst wenn er als Dampf durch die Lungen aufgenommen ist. — Diese Thatsache scheint der Verbrennungstheorie durchaus entgegenzustehen; allein der Widerspruch ist nur scheinbar, und es steht vielmehr die erkältende Wirkung des Alkohols und des Aethers im schönsten Einklange mit derselben, denn es ist nur die Beschränkung des Umsatzes und der Verbrennung, welche diese Wirkung des Weingeistes und des Aethers bedingt. So wie ein Zusatz von diesen Flüssigkeiten zu einer hellrothen Lösung des Blutroths das Dunkelwerden und die Trübung derselben hindert, so bewirkt auch das Einathmen von Chloroform, nach Gruby, eine hellere Röthe des Venenblutes. Bei einer Aufnahme von einer großen Menge Alkohol in den Körper zeigt dagegen die dunkle Farbe des arteriellen Bluts die mangelhafte Ausscheidung der Kohlensäure aus dem Blute an. Die Verlangsamung des Athemholens, welche mit der großen Beschleunigung des Pulses den größten Gegensatz bildet, entspricht dieser Blutbeschaffenheit. Zwar behauptet Ville, daß im Aethersopor die Menge der Kohlensäure relativ sich vermehre (er fand bei den Menschen 4,014 Proc. (3,11 — 4,84) statt 2,330 (1,36 — 3,05), welches, nach ihm, auffallender Weise die normale Menge sein soll), aber da die Athemzüge langsam erfolgen, so giebt die relative Menge kein Maß für die absolute ab. Nach v. Bibra und Harleß wird diese in Folge der Aethereinathmungen vermindert. Vom Alkohol hatte Prout schon dasselbe angegeben, und Vierordt fand, daß schon durch eine kleine in einen leeren Magen eingeführte Portion Weingeist auch bei gleicher Zahl und Größe der Athemzüge die relative Menge der Kohlensäure vermindert wird. Die Abnahme beträgt in der ausgeathmeten Luft ½ Proc. und für einen bestimmten Zeitraum 12,5 Proc. der normalen Absonderung. Also selbst bei ungehemmtem Zutritt des Sauerstoffs zum Blute wird die Bildung der Kohlensäure durch den Alkohol beschränkt. Die Beobachtung, daß spirituöse Getränke die Menge der Harnsäure im Urin auf Kosten des Harnstoffes vermehren, was in neuerer Zeit Bouchardat auch bei Hühnern nachgewiesen hat, entspricht ganz und gar der Annahme eines mangelhaften Stoffwechsels. — Gegen diese Erklärung der durch Alkohol und Aether hervorgebrachten Herabsetzung der Wärme haben vor Kurzem Demarquay und Duméril eingewandt, daß wenn die Beschränkung des Athmens die Ursache dieser Erscheinung wäre, die Wärme nicht soviel stärker sinken könne, als dies bei langsamer Erstickung der Fall sei. Sie fanden nämlich hier binnen 73 Minuten nur eine Abnahme von $0^{0},8$, während dieselbe im Aetherrausche binnen 80 Minuten $2^{0},5$ C. betrug. Da sie die Menge der in beiden Versuchen von dem Hunde ausgeathmeten Kohlensäure nicht gemessen haben, so hat ihr Einwurf wenig Gewicht; es ist nämlich sehr wahrscheinlich, daß bei der langsamen Erstickung, die sie dadurch bewirkten, daß sie von Zeit zu Zeit dem Thiere das Athemholen gestatteten, die Verbrennung viel größer war als im Aetherrausche. Während in diesem der Stoffwechsel sehr verlangsamt, das Athemholen im hohen Grade vermindert, die Herzthätigkeit sehr geschwächt wird, geht in dem in Erstickungsnoth befindlichen Thiere in Folge der heftigen Anstrengungen der Stoffwechsel so vollständig als möglich vor sich, und aller Sauerstoff, der eingeathmet wird, dringt in das Blut und verbindet sich mit den Bestandtheilen desselben, und die ausgeathmete Luft enthält beträchtliche Mengen Kohlensäure.

Digitized

So sehen wir nun zwar, daß innerhalb gewisser Gränzen die Wärmehöhe des Körpers mit der Verbrennung meist gleichen Schritt hält; zugleich müssen wir aber auch eingestehen, daß es einzelne Verhältnisse giebt, in denen eine Uebereinstimmung vermißt wird. Niemals indessen verträgt sich eine auffallend hohe Wärme mit einer auffallend geringen Verbrennung oder eine sehr niedrige Wärme mit einer starken Verbrennung. Ueberschreitet diese ihre gewöhnlichen Gränzen nach einer der beiden Seiten, so folgt ihr stets die Wärme des Körpers bis auf einen gewissen Punkt, den sie besonders nach oben hin nicht zu überschreiten vermag; verläßt jene ihre normale Breite, so ist es nicht immer möglich, zumal nicht bei der Steigerung, eine gleiche Veränderung in der Größe der Verbrennung aufzufinden. Diese Beschränkungen und Ausnahmen begründen aber noch keinen wesentlichen Einwurf gegen die Verbrennungstheorie, der nur dann stichhaltig sein könnte, wenn der Körper keine Mittel besäße, durch Regulirung des Verlustes auf seine Wärme einen Einfluß auszuüben, und ferner nicht im Stande wäre, in Theilen, die kälter sind als das linke Herz, die Wärme durch die Stärke der Zufuhr zu verändern. In vielen Fällen ist es freilich bis jetzt nur eine Hypothese, daß es der Gebrauch dieser Mittel sei, welcher der Wirkung der Verbrennung entgegentritt, und nicht die Thätigkeit einer anderen Wärmequelle, welche da sich vermehrt, wo die Verbrennung sich mindert, und da nachläßt, wo diese sich vermehrt. Daß aber ein solches vikäres Verhältniß zwischen der aus der Oxydation entstehenden Wärme mit der aus anderen Quellen entspringenden nicht vorhanden sei, wird sich aus dem weiteren Verfolg unserer Betrachtung ebenso herausstellen, wie es sich zeigen wird, daß für viele Fälle eines abnormen Athmens eine Recompensation der Wärme durch Veränderung der Größe des Verlustes nachgewiesen werden kann.

Prüfung der wichtigsten Bedenken gegen die Entstehung der thierischen Wärme aus der Verbrennung. — Es ist oben erwähnt worden, daß ein anderer als der vorher beschriebene und verfolgte Weg, um den Ursprung der thierischen Wärme zu entdecken, darin bestehe, daß man die Wärme der einzelnen Theile des Körpers mit einander vergleicht, wodurch der Fingerzeig gegeben wird, wo sich die Wärme entwickelt. Da ein sehr wichtiger Einwurf gegen die Verbrennungstheorie der Wärme in den Ergebnissen der Wärmemessung liegt, so ist es nöthig, vorher eine Uebersicht über die aufgefundenen Verschiedenheiten in der Wärme der einzelnen Körpertheile vorauszuschicken; diese soll jedoch sich hier nicht weiter ausdehnen, als die Absicht erfordert, für die Entstehung der Wärme aus der Verbrennung Folgerungen zu ziehen.

Eine ganz unumstößliche, schon von Crawford an Schafen beobachtete, von Magendie, Thackrah, C. Mayer, Krimer, Scudamore an Menschen, Schafen, Hunden und Pferden bestätigte Thatsache ist es, daß das Blut der Menschen und warmblütigen Thiere in den Arterien mehr Wärme als das in den Venen besitzt. Nach J. Davy beträgt der Unterschied bei Schafen, Lämmern und Ochsen $0^{o},55$ — 1,11 R., im Mittel berechnet etwas über $0^{o},6$. Berger fand ihn bei denselben Thieren $0^{o},888$ — 1,0. Breschet und Becquerel verglichen die Wärme der aorta und vena cava, der carotis und vena jugularis, der arteria und vena cruralis bei Hunden vermittelst der thermoelektrischen Nadeln, und erhielten am häufigsten die Differenz von $0^{o},672$, als Maximum $0^{o},896$. Bei Vergleichung der Wärme der beiden Herzhälften hat man nicht in allen Fällen ein gleichartiges Ergebniß gewonnen, was darin seinen Grund hat, daß

man die Messung nicht wie bei dem Blute während des Lebens vornehmen kann. In der Regel geht bei den großen Thieren und namentlich bei den mit mehr Sorgfalt geöffneten Schlachtthieren fast eine Viertelstunde, wenn nicht mehr hin, bis die Thermometer in die beiden Herzhöhlen eingeführt werden können. Während dieser Zeit hat sich der Unterschied zwischen beiden Arten von Blut mehr oder weniger ausgeglichen. Kleinere Thiere, bei welchen die Bloßlegung des Herzens rascher bewerkstelligt werden kann, haben daher viel regelmäßiger einen Unterschied in der Wärme der beiden Herzhälften gezeigt. Nach Saissy beträgt die Wärme in der linken Kammer bei den kleinen Winterschläfern während des Sommers 0°,4 R., nach J. Davy ist er bei Lämmern meist 0°,44 groß. Breschet und Becquerel bestimmten das erste Mal bei Hunden den Unterschied zwischen den beiden Herzohren auf weniger als 0°,8, später vermittelst des thermoelektrischen Apparates auf 0°,52. Größer fand W. Nasse denselben bei Hühnern, die während der Messung noch fortathmeten. Die Messungen, welche er so anstellte, daß er von der Bauchhöhle her die kleine Thermometerkugel bei einigen Thieren in den linken Ventrikel, bei anderen in den rechten einführte, und bei deren Vergleichung er die Wärme der Kloake als fixen Punkt annahm, ergaben einen mittleren Unterschied von 0°,852. Breschet und Becquerel verglichen die beiden Vorhöfe bei einem Truthuhn und erhielten einen Unterschied von 0°,72. — Da bei den Säugethieren (bei den Vögeln kennen wir nicht die Wärme des Blutes in den beiden Gefäßsystemen) die Differenz größer zu sein scheint zwischen dem Blute in den Arterien und Venen als zwischen dem linken und rechten Herzen, so entsteht die Frage, ob, falls hieran nicht ein äußerer Umstand Schuld ist, dies daher rührt, daß das arterielle Blut in den Arterien sich abkühlt, oder daß das venöse sich in dem Herzen erwärmt. Da die Brusthöhle wärmer ist als die Gliedmaßen und der Kopf, da ferner das linke Herz die Wärme des durchströmenden Blutes besitzt, so muß Mittheilung von Wärme durch die Wandungen der Hohlvene und des rechten Herzens an das Venenblut stattfinden. Ist diese Vermuthung richtig, so wird auch in den Venen, je weiter sie vom Herzen entfernt liegen, die Wärme geringer sein als näher dem Herzen. Weil aber das Blut in den Venen bald rascher, bald langsamer fließt, bald längere, bald kürzere Zeit in der kälteren Peripherie des Körpers verweilt, so kann das Blut in einer und derselben Vene nicht stets gleiche Wärme zeigen. Einige von Breschet und Becquerel gemachte Versuche bestätigen die Richtigkeit dieser Vermuthung. Zwischen der Jugularvene und der Schenkelvene fanden sie bei Hunden einen Unterschied von 0°,224; und nimmt man in einer anderen Reihe ihrer Versuche die Wärme der Aorta als fixen Punkt an, so ergiebt sich wenigstens, daß die Wärme in der Jugularvene um dieselbe Größe geringer sein kann, als in der Hohlvene. — Die Wärme des Blutes wird bei der Schnelligkeit des Kreislaufes unmöglich sich viel vermindern können, während dasselbe aus der linken Herzkammer in die größeren Arterien übergeht; zwischen dem Blute der Carotis und der arteria cruralis betrug auch nur der Unterschied nach den zuletzt genannten Beobachtern die Hälfte von dem, welchen sie für die Hals- und Schenkelvene gefunden hatten. Mit dem Thermometer konnte J. Davy bei frisch getödteten Lämmern zwischen dem linken Herzen und der Carotis keine Verschiedenheit entdecken. — Eine sehr wichtige Frage ist nun, ob die Wärme, welche das Blut im linken Ventrikel zeigt, schon eben so hoch in dem gleichseitigen Vorhofe, in der Lungenvene und in der Lunge ist. Die Beantwortung die-

ser Frage ist sehr schwierig und noch nicht befriedigend gelöst. Der Zutritt der Luft nach Eröffnung des Brustkastens, die Störung des Athmens trüben das Resultat der Untersuchung. Die Messung der Wärme der Lunge ist außerdem wegen der Zusammensetzung aus Zellen, in welche die Luft eindringt, unsicher. Nach Berger hat die Lunge die Wärme des linken Vorhofes, nach Metcalf die der linken Kammer, nach J. Davy aber eine etwas geringere. — Wenn man nicht mit den thermoelektrischen Nadeln an demselben Thiere die Vergleichung der Wärme der einzelnen Theile des kleineren Kreislaufs anstellen will, so ist die Methode, deren sich W. Nasse bei seinen Messungen bedient hat, ohne Zweifel die genaueste. Es müssen nur bei der Wiederholung der Versuche die Messungen in einer Temperatur, welche der des thierischen Körpers so nahe als möglich kommt, vorgenommen werden. Höchst merkwürdig ist es, was der genannte Beobachter in Betreff des Unterschiedes der Wärme des linken Vorhofes und Ventrikels gefunden hat: als Mittel ergab sich nämlich $0^{o},59$ mehr Wärme in diesem. Mit jenem hatte die Lungenvene, welche um $0^{o},25$ wärmer als die rechte Kammer war, fast gleiche Wärme. Ob die im Vergleich mit dem linken Ventrikel geringere Dicke der Wandungen des linken Vorhofes und der Lungenvene, durch welche die Abkühlung leichter erfolgen konnte, auf das Ergebniß mit eingewirkt haben, wage ich nicht zu entscheiden, aber daß das höchst beschleunigte Athmen eine stärkere Abkühlung in der Lunge und eine geringere Steigerung der Wärme in dem Blute der Lungenvene, als normaler Weise der Fall ist, mit sich führen mußte, scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Die Wände des linken Ventrikels dagegen theilten ihre frühere, nur wenig veränderte Wärme der von ihnen eingeschlossenen Kugel des Thermometers mit, und es gewann somit den Anschein, als ob fast $0^{o},6$ R. Wärme in dem linken Ventrikel erzeugt werde. Es wird schwer gelingen, die Messungen so vorzunehmen, daß das Ergebniß derselben ganz frei von allen möglichen Täuschungen das normale Verhältniß der Wärme des Blutes in den einzelnen Theilen des kleinen Kreislaufs und des linken Ventrikels wieder giebt. Da trotz der höchst wahrscheinlich größeren Abkühlung der Lungen während des Versuchs doch das Blut in der Lungenvene um einen viertel Grad wärmer war als in dem rechten Herzen, womit übereinstimmt, daß Berger die Lunge um $0^{o},4$ und J. Davy um $0^{o},22$ wärmer fanden als das rechte Herz, so folgt hieraus, daß in der Lunge nicht unbeträchtlich mehr Wärme gebildet wird, als hinreichend ist, um den beständigen Verlust, den dies Organ beim Athmen erleidet, zu ersetzen. Steht die Lunge nicht mit dem linken Herzen auf gleicher Höhe der Wärme, so ist sie doch gleich nach diesem der wärmste Theil des Körpers und übertrifft, nach Berger und Metcalf, selbst die für Erhaltung der Wärme sehr günstig gelagerte und gebauete Leber an Wärme, oder wird wenigstens, wie J. Davy selbst eine Viertelstunde nach dem Tode der Thiere fand, nicht von dieser übertroffen. Nach E. Hale hatte die Lunge selbst nach künstlich unterhaltenem Athmen, welches das Blut gewöhnlich nicht unbeträchtlich abkühlt, mehr Wärme als die Bauchhöhle. — Der gewöhnlichen Annahme nach giebt es keinen Theil im lebenden Körper, der wärmer wäre als das Blut im linken Ventrikel. Nach Berger und nach Metcalf sind alle anderen Eingeweide, mit Ausnahme der Lunge, kälter (Letzterer giebt aber offenbar den Unterschied zu hoch an). J. Davy fand bei frisch getödteten Schafen das linke Herz als den wärmsten Theil des Körpers, aber bei Ochsen war der Magen noch um $0^{o},666$ wärmer. Diese Beobachtung steht ebenso isolirt da wie eine andere

Digitized by Google

von J. Hunter, nach welcher die Bauchhöhle nahe am Zwerchfell um 0°,444 wärmer war als das linke Herz. — Daß in diesem die Wärme höher ist als im Mastdarm, wird von allen Beobachtern behauptet. Auffallend ist es daher, daß W. Nasse bei Hühnern die Kloake um 0°,148 wärmer gefunden hat als das linke Herz. Sollte dies nicht davon herrühren, daß jene am Anfange des Versuchs vor der Eröffnung des Bauches gemessen wurde, dies aber zu einer Zeit, wo schon das Herz durch zu starke Vermehrung des Athemholens etwas an Wärme verloren hatte? — Daß im linken Herzen die größte Wärme des Körpers sich vorfindet, zeigen am deutlichsten die Untersuchungen der kaltblütigen Thiere, namentlich Czermack's Messungen, welche einen sehr merklichen Unterschied zwischen der Wärme des Herzens und der übrigen Theile bei den Reptilien ergeben haben.

Ist es nun auch so gut als erwiesen, daß das arterielle Blut überhaupt, zumal während seines Aufenthaltes in der linken Herzkammer, der wärmste Theil des thierischen Körpers ist, so folgt daraus noch keineswegs, daß, außer im arteriellen System des Kreislaufes, und vorzugsweise am Anfange desselben, nicht auch an anderen Orten des Körpers Wärme gebildet werde. Wäre dies der Fall, so würde sich der thierische Körper wie ein durch ein System von Röhren erwärmter Raum verhalten, in denen die warme Flüssigkeit sich in Circulation befindet. Daß diese Auffassung im Ganzen richtig ist, geht daraus hervor, daß die Wärme eines Körpertheiles, außer nach der Größe des Wärmeverlustes, sich nach der Menge des ihn durchströmenden und in ihm enthaltenen arteriellen Blutes richtet, also nach der Zahl und Weite seiner Arterien und nach der Zeit des Aufenthaltes des Blutes in ihm. Denn es läßt sich die Wärme eines Körpertheiles durch Unterbindung der Arterien vermindern und durch Verschließung der Collateraläste einer Arterie vermehren, und ebenso auch durch eine mäßige Erschwerung des Rückflusses des venösen Blutes (welche Folge eine gänzliche Verschließung der Vene nur für einen kurzen Zeitraum hat); und ferner bewirkt eine Erregung der Herzthätigkeit sehr rasch in den äußeren Theilen eine Steigerung der Wärme.

Das Ergebniß der bisherigen Wärmemessungen der einzelnen Theile des Gefäßsystems, namentlich der unläugbare Unterschied der beiden Blutarten, scheint nun in zweifacher Hinsicht in einem Widerspruch mit der Ansicht zu stehen, daß die thierische Wärme ihren einzigen oder auch nur ihren hauptsächlichsten Ursprung in der Verbrennung habe, indem erstens der Sitz dieser letzteren, vielen Gründen zufolge, an einer ganz anderen Stelle sich findet als da, wo sich das Blut erwärmt, und zweitens die Menge der durch die Verbrennung entwickelten Wärme viel zu gering ist gegen diejenige, welche aus dem Unterschied der beiden Blutarten sich berechnen läßt. Wir betrachten diese beiden Widersprüche jetzt näher.

1) Die schon im vorigen Jahrhundert anerkannte Thatsache, daß die Wärme des hellrothen Blutes die des dunkelrothen übertrifft, war der Grund, weshalb man, als zuerst die Verbrennungstheorie aufgestellt wurde, den Sitz der Verbrennung in der Lunge annahm. Diese Ansicht, welche die von Black, Crawford, Lavoisier und von vielen Anderen war, behielt so lange allgemeine Geltung, als bis die Versuche über die Ursache der Farbenverschiedenheit der beiden Blutarten zeigten, daß die dunkle Farbe des Venenblutes der Kohlensäure zugeschrieben werden müsse. Nachdem darauf nach wiederholten oft vergeblichen Bemühungen die Anwesenheit von kohlensaurem Gase in dem Venenblute nachgewiesen wurde, verlegte man den Sitz der Verbrennung aus den Lungen in das allgemeine Haargefäßsystem des Kör-

Digitized by Google

pers oder in späterer Zeit in das Parenchym aller Organe. Dieser nach ihren Vertheidigern die Lagrange-Hassenfratz'sche genannten Theorie, welche vorher schon bei Madai, Darwin, Hildebrandt sich findet, pflichteten fast alle späteren Physiologen und Chemiker, wie z. B. Edwards, J. Müller, Prout, Liebig, Dumas und Andere bei. Die Bestätigung der schon älteren Beobachtung, daß auch in einer sauerstofffreien Luft die Frösche Kohlensäure ausathmen, so wie die späteren vergleichenden Analysen der in den beiden Blutarten enthaltenen Gase, schienen dieser Ansicht neue Stützen zu gewähren, und vor allen waren es die höchst verdienstvollen Analysen von Magnus, welche nach der Meinung der Physiologen jeden Zweifel an der Richtigkeit derselben zu verbannen schienen. Natürlich gerieth man nun in Betreff der Erklärung, wie die thierische Wärme entstehe, in große Verlegenheit; entweder betrachtete man den Widerspruch zwischen der Erwärmung des Blutes bei dem Durchgange durch die Lungen und das linke Herz und der Entstehung der Kohlensäure im Haargefäßsysteme als ein zur Zeit noch unlösliches Räthsel und eilte über dies Kapitel der Physiologie so schnell als möglich in den Handbüchern hinweg, oder man neigte sich derjenigen Ansicht zu, welche die Wärme gar nicht aus der Verbrennung entstehen ließ und berief sich in dieser Beziehung auf die Beweiskraft der Brodie'schen Versuche und bemühte sich auch wohl, andere Wärmequellen als die Verbrennung ausfindig zu machen, oder man vertheidigte die Verbrennungstheorie und kümmerte sich durchaus nicht um den in der Wärme der Blutarten gelegenen Widerspruch, als ob derselbe auf einem Irrthum beruhe. Nur hin und wieder erhob sich eine Stimme, wie z. B. die von Martens, welche zu der alten Black'schen Ansicht zurückzukehren empfahl, die Beweiskraft der Gasanalysen des Blutes in Zweifel ziehend.

Wiewohl es nicht eigentlich zu unserer Aufgabe gehört, auf die Untersuchung über die Ursache des Farbenwechsels des Blutes und über die Entstehungsart der Kohlensäure im Körper einzugehen, so ist es doch unerläßlich, hier so kurz als möglich diese beiden Fragen zu prüfen, um entscheiden zu können, ob wirklich hier ein Widerspruch mit der Lehre von der Entstehung der Wärme und der Verbrennung vorhanden sei.

Ein Farbenwechsel des Blutes, wie er in den beiden Haargefäßsystemen, in dem der Lunge und in dem allgemeinen, vor sich geht, kann auch außerhalb des Körpers durch die Einwirkung von Sauerstoffgas und von Kohlensäure hervorgebracht werden, indem entweder das eine Gas das andere gänzlich oder zum Theil (das kohlensaure Gas ist schwerlich im Stande, alles Sauerstoffgas auszutreiben) verdrängt, oder indem von der färbenden Luftart ein Theil auch ohne Aufnahme einer anderen verloren geht; doch ist im letzteren Falle die Farbenveränderung nicht so intensiv als im ersteren. Ob das sich diffundirende Gas dabei mit den organischen Bestandtheilen des Blutes eine Verbindung eingeht, ist höchst zweifelhaft, weil es durch andere Gase (Stickstoff- oder Wasserstoffgas) wieder verdrängt werden kann, und es ist ganz unerwiesen, daß, wenn auch ein Theil des das Blut röthenden Sauerstoffs sich chemisch verbindet, diese Verbindung die Veränderung der Farbe bedingt. Da das Blut mehr von dieser Luftart absorbirt als das Serum, und zwar in dem Maße mehr, als es reicher an Blutkörperchen ist, so erscheint der Schluß gerechtfertigt, daß die Blutkörperchen das Sauerstoffgas zu verdichten vermögen. Es läßt sich ferner beweisen, daß die geringe bei dem Farbenwechsel stattfindende sichtbare Veränderung der Blutkörperchen nicht die nächste Ursache der Veränderung der Farbe sein könne. Verschiedene Neutral-

Digitized by Google

salze, namentlich das kohlensaure Natron, röthen das normale Venenblut auch ohne Zutritt von Sauerstoff, und wahrscheinlich macht die Entziehung der Salze das arterielle dunkler. Ohne alle Anwesenheit von Sauerstoffgas im Blute färben aber die Salze dies nicht arteriell roth, eben so wenig vermögen sie eine Wirkung zu äußern, wenn das Blutroth nicht mehr in den Blutkörperchen sich eingeschlossen befindet, so daß also ihre Wirkung auf einem durch sie bewirkten endosmotischen oder exosmotischen Vorgange beruhen muß. Ferner vermag die Verdünnung des Blutwassers ebenfalls die hellrothe Farbe in eine dunkle zu verwandeln, was darin seinen Grund haben muß, daß die färbenden Mittel (Sauerstoff und Salze) verdünnt werden. Zu der Färbung des Blutes durch die Gase ist eine gewisse Zeit nöthig, und es leuchtet daher ein, daß in den Haargefäßen, in welchen das Blut sehr langsam fließt, sich die Wirkung der Kohlensäure, welche während des Durchgangs des Blutes durch Lunge, Herz und Arterien sich etwa gebildet hat, sich stärker zeigt als während der kurzen Zeit, welche das Blut in dem arteriellen System des Kreislaufs verweilt. Außerdem nun können zur dunkleren Färbung des Blutes in den Haargefäßen noch beitragen erstens die Entziehung von Salzen, welche in concentrirterer Lösung, als sie im Blutwasser sich finden, in die Lymphgefäße übertreten, und zweitens die Aufnahme von Milchsäure aus den Muskeln, der Oelsäure aus dem Fette, welche Säuren die Kohlensäure aus dem kohlensauren, durch Verbrennung der organischen Säuren entstandenen Natron austreiben, so daß dieselbe nun auf die Blutkörperchen einwirken kann. Auch die Phosphorsäure ist in den Muskeln frei vorhanden, tritt an das Natron des Blutes und wird dann durch den Harn ausgeleert. Anderntheils geht ein Theil des Sauerstoffs in den Haargefäßen verloren, der nicht als Kohlensäure in das Blut wieder zurücktritt; es ist derjenige Theil, welcher durch die Haut ausgeschieden wird oder zur Bildung der Phosphorsäure, Schwefelsäure und des Ueberzuges der Bedeckungen aus den Proteinkörpern verwandt wird. — Ob es überhaupt möglich ist, daß die Menge der Kohlensäure, welche in dem Haargefäßsystem das Uebergewicht über den Sauerstoff erhält, die Ursache der Färbung sei, oder ob die Ursache hauptsächlich in einer Veränderung der Beziehung der Kohlensäure zu den Blutkörperchen zu suchen sei, darauf wollen wir sogleich zurückkommen, nachdem wir den Luftgehalt des Blutes besprochen haben.

Um die Frage mit größter Bestimmtheit zu entscheiden, wo sich die Kohlensäure bilde, wäre der einzige Weg, den Luftgehalt des unmittelbar zur Lunge gehenden Blutes mit dem des arteriellen Blutes zu vergleichen, und durch directe Messung zu bestimmen, welche Luftveränderung in den Lungen während der Zeit, daß eine bestimmte Blutmenge durch dies Organ strömt, stattfindet. Eine vergleichende Elementaranalyse der beiden Blutarten kann nicht die Entscheidung herbeiführen, weil eine Aufnahme von Fett bei dem Durchgange des Blutes durch einen fettreichen Theil, von dem Eintritt des fettreichen Chylus ganz abzusehen, sowie die Abgabe oder Aufnahme von Blutmassen das Resultat unsicher machen muß. Wäre dem nicht so, so könnten die beiden vorliegenden Elementaranalysen nur dazu dienen, den Beweis zu führen, daß, da das Venenblut kohlenstoffreicher gefunden wurde, die Verbrennung des Kohlenstoffs in den Lungen und nicht in dem allgemeinen Haargefäßsystem erfolge. Jene als wünschenswerth hingestellte Untersuchung des Luftgehalts des Blutes ist aber eine höchst schwierige, weil aus dem rechten Herzen oder der Lungenarterie sich gleichzeitig mit der Eröffnung der Arterien kein Blut entnehmen läßt, ohne daß das Athmen gestört wird.

Digitized by Google

Die Vergleichung des Luftgehalts des Blutes einer Arterie und einer entsprechenden Vene ist aber sehr ungenügend, denn die Entstehung der Kohlensäure und die Abgabe des Sauerstoffs ist sehr verschieden nach den einzelnen Organen. Dazu kommt noch, daß die Zeit der Eröffnung der Gefäße, die Behandlungsweise des Blutes (ich erinnere an die von Denis und von Martens gegen die Austreibung der im Blute als gelöst angenommenen Kohlensäure durch Wasserstoffgas gemachten Einwürfe) und noch manche andere Umstände Einfluß auf das Resultat der Untersuchung haben müssen, weshalb denn die bisher angestellten Untersuchungen nicht zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben. Hat doch Gay-Lussac in Bezug auf die von Magnus gefundenen Verhältnisse noch vor einiger Zeit behauptet, daß durch dieselbe die alte Ansicht, nach welcher die Kohlensäure in den Lungen gebildet wird, keineswegs widerlegt sei, sondern sie vielmehr die richtige sei. Während nämlich frühere Analysen, von Magendie, von v. Enschut u. A., in dem Venenblute eine absolut größere Menge kohlensaures Gas als in dem Arterienblut nachgewiesen hatten, ohne jedoch in der Schätzung derselben mit einander übereinzustimmen und ohne Zahlenverhältnisse zu liefern, die dem Gasaustausch in der Lunge entsprochen hätten, dessen Größe weit entfernt ist von der aus dem Unterschiede des Gasgehaltes in den beiden Blutarten berechneten, ergeben die von Magnus angestellten keineswegs einen größeren absoluten Gehalt an Kohlensäure im Venenblut, wohl aber einen größeren im Verhältniß zu dem diffundirten Sauerstoff. In Betreff des Gehaltes an diesem weichen die früheren Angaben so sehr von einander ab, daß Niemand wußte, an welches Ergebniß er sich zu halten habe; Magnus, welcher am sorgfältigsten denselben zu ermitteln sich bemühte, fand auch im Venenblut noch viel Sauerstoffgas; und neuerdings hat derselbe Physiker aus dem arteriellen Blute der Pferde noch eine größere Menge als in seinen ersten Versuchen erhalten, nämlich 10 Proc. dem Volumen nach. Er bemerkt dabei ferner, daß, von welchen Thatsachen man auch ausgehe, sei es von der Untersuchung der Veränderung des Blutes durch die Luft außerhalb des Körpers oder von der Untersuchung des beim Athmen stattfindenden Luftaustausches, immer doch noch wenigstens 5 Proc. Volumen Sauerstoffgas in dem Venenblut übrig bleiben müssen. Gehen wir von dieser gewiß sehr richtigen Voraussetzung aus, so müßte die Menge Kohlensäure, wenn sie ohne eine anderweitige Veränderung des Blutes bloß durch ihr Uebergewicht über den Sauerstoff färbte, viel mehr als das Blut an Volumen betragen. Es vermag nämlich nur ein Luftgemisch, welches weniger Sauerstoff auf Kohlensäure als 1 auf 20 enthält, das Blut dunkel zu färben; durch etwas größere Mengen Sauerstoff röthet sich dagegen das Blut. Nehmen wir an, daß ein solches Gasgemisch, welches das gasfreie Blut röthet, auch nur 10 Proc. Sauerstoffgas dem Volumen nach enthalte, so würden, da die Löslichkeit des kohlensauren Gases doch zehnmal wenigstens größer ist als die des Sauerstoffgases, auf ein Volumen Sauerstoffgas 100 Vol. Kohlensäure absorbirt worden sein. Es kommen aber in dem venösen Blute auf ein Volumtheil Sauerstoffgas lange nicht so viel Theile Kohlensäure als in diesem künstlich gerötheten, und es ist daher höchst wahrscheinlich, daß, obgleich die Kohlensäure des Blutes bei dessen Durchgange durch die Haargefäße sich gewiß etwas vermehrt und die des Sauerstoffs sich vermindert, doch nur eine uns noch unbekannte Veränderung der Beziehung der Gase zu den Blutkörpercheu den Farbenwechsel bedinge. Daß diese von den Wandungen der Gefäße ausgehe, ist deshalb wahrscheinlich, weil, wenn man frische

Digitized by Google

Blutgefäße mit ihrer inneren Fläche auf einen arteriell gefärbten Blutkuchen legt, schon in kurzer Zeit dessen Farbe sich in eine dunkle umwandelt.

Die beim Athmen ausgeschiedene Kohlensäure entsteht gewiß zu dem bei weitem größeren Theile in dem Blute selbst, und nicht, wie von mehreren Seiten in neuerer Zeit behauptet worden ist, in dem Parenchym der Organe. Die Nahrung wird, nachdem sie in den Kreislauf aufgenommen, nicht erst umgewandelt in die Substanz der Organe, ehe sie verbrannt wird, sondern ihre Zersetzungsproducte finden sich sehr bald im Urin wieder. Ließe sich auch bei dem Fleisch dies noch als möglich denken, so ist doch bei dem Stärkemehl eine solche Umbildung durchaus unwahrscheinlich. Der Mensch kann mit einer sehr wenig Protein enthaltenden Nahrung bestehen, was auf einen sehr geringen Stoffwechsel in den Muskeln schließen läßt; wie groß müßte dieser nun auf einmal werden, wenn bei einer bloß aus Fleisch bestehenden Nahrung alles Verdauete erst als Muskelmasse abgelagert werden sollte, ehe es zersetzt durch Lunge und Nieren wieder abgeschieden wird. Mit diesem geringen Stoffwechsel in den Muskeln steht im Einklange, daß bei dem Hungern das Blut und die Blutdrüsen verhältnißmäßig weit mehr abnehmen als das Fleisch. Die Ansicht, daß der Stoffwechsel in den festen Theilen des Körpers gering sei und das genossene Protein schon im Blute zersetzt werde, an deren Richtigkeit schon aus den angegebenen Gründen nicht leicht gezweifelt werden konnte, erhielt in der neuesten Zeit noch durch Frerichs eine sehr wichtige Stütze. Derselbe fand nämlich erstens, daß die Menge des in 24 Stunden ausgeschiedenen Harnstoffs, auf 1000 Gewichtstheile des Körpers berechnet, bei pflanzenfressenden und fleischfressenden Thieren während der Entziehung der Nahrung ganz gleich sei, und daß zweitens die Größe dieses für den Körper nöthigen Stoffwechsels nicht dadurch vermindert wird, daß die Thiere eine stickstofffreie Nahrung genießen. — Eben so wenig wie das genossene Protein mit geringem Abzug demnach vor seiner Zersetzung in die Bildung der festen Theile eingeht, ist dies bei dem Kohlenstoffhydraten der Fall. Auch dafür, daß sie, ehe sie der Wirkung des Sauerstoffs unterliegen, erst in Fett umgewandelt werden müssen, ist durchaus kein Grund vorhanden. Nur dann findet sich im Blute anhaltend eine große Menge Fett vor, und nur dann wird Fett abgelagert in das Zellgewebe, wenn die Aufnahme des Fettes oder des Stärkemehls größer ist, als es die fortwährende Verbrennung erfordert. — Ein gewisser Theil der durch die Lunge ausgeschiedenen Kohlensäure wird nicht bei dem Stoffwechsel in dem Blute gebildet, sondern stammt schon aus dem Darmkanal, indem bei Umwandlung des Stärkemehls in Dextrin und Traubenzucker Kohlensäure frei wird. In dem Darmkanal findet sich daher bei Pflanzennahrung stets Kohlensäure vor, die nur abnormer Weise als Blähung entweicht, sonst aber in das Pfortaderblut eintritt und dessen starke dunkle Färbung veranlaßt. Die Kohlensäure, welche bald nach dem Essen um ein Fünftel ihrer Menge mehr aus den Lungen ausgeschieden wird, muß hauptsächlich dieses Ursprungs sein. — Die Bildung des genannten Gases aus dem Blute wird außerhalb des Körpers befördert durch Druck und Wärme, und ist, wo diese Einwirkungen mangeln, wie die Versuche von J. Davy und von Marchand bewiesen haben, äußerst gering, kaum erkennbar; bei starkem anhaltenden Schütteln des Blutes mit Sauerstoffgas in der Wärme, also bei einem Verfahren, das durch stärkere Berührung der Luft mit dem Blute den Vorgang in der Lunge nachahmt, erhält man aber nach meinen Versuchen stets neue Portionen Kohlensäure. Da nun die Wärme in dem Herzen größer ist als in der Peripherie

des Körpers, da zweitens in dem arteriellen Systeme der Druck auf das Blut stärker ist als in dem venösen, so muß auch dort eine gleich große Menge Blut während derselben Zeit eine größere Oxydation erleiden als hier. Es ist auch gar nicht einzusehen, weshalb nicht schon in den Lungen, wo das warme Blut auf einer großen Fläche der Einwirkung des Sauerstoffs ausgesetzt wird, die Oxydation ihren Anfang nehmen sollte. Daß in Wasserstoffgas und in Stickstoffgas die Thiere noch Kohlensäure ausscheiden, hatte man als einen Grund gegen die Verbrennung in den Lungen angesehen; es beweiset diese Thatsache aber weiter nichts, als daß hier nicht alle Kohlensäure gebildet wird, oder vielmehr, daß stets eine gewisse Menge dieses Gases im Blute aufgelöset ist, welche erst nach und nach abgegeben wird.

Wollte man sich den Vorgang der Bildung der Kohlensäure und des Wassers durch die Aufnahme des atmosphärischen Sauerstoffs so vorstellen, daß diese Oxyde sogleich aus den Bestandtheilen des Blutes, wie dies bei der Verbrennung des Kohlenstoffs und Wasserstoffs mit einer Flamme geschieht, hervorgehen, so würde man gewiß denselben unrichtig auffassen; erst durchläuft die Umwandlung manche Zwischenstufen, ehe die Zersetzung vollendet ist, deren Producte in den Ausleerungen sich wiederfinden. Solcher Zwischenstufen werden uns immer mehrere bekannt; die sogenannten Proteinoxyde, das Kreatin, die Milchsäure, die Inosinsäure, die flüchtigen Säuren sind als solche zu betrachten. Nach dem Genuß von Alkohol fand Bouchardat Essigsäure im Blute, nach der Verdauung von Zucker Ameisensäure, und so werden wohl noch immer mehrere dieser Zwischenstufen ermittelt werden, die erst nach und nach in die binären Verbindungen zerfallen. Von diesen Oxyden hat Mulder die den Faserstoff, eine ohne Zweifel schon in Zersetzung begriffene Modification des Proteins, betreffende im arteriellen Blute in größerer Menge als im venösen gefunden, was ebenfalls dafür spricht, daß schon im arteriellen Systeme eine Verbrennung erfolgt [1]). Durch die größere Gerinnbarkeit und durch die geringere Löslichkeit des arteriellen Faserstoffs war eine chemische Veränderung dieses Stoffes in den Lungen schon angedeutet.

Außer den bisher angeführten Einwürfen, welche man zur Unterstützung der Lagrange-Hassenfratz'schen Theorie gegen die ältere von Black und Lavoisier vorgebracht hat, giebt es noch andere, welche sich auf die mit der Bildung von Kohlensäure verbundene Entstehung von Wärme beziehen. Daß man in der Lunge bei Einführung des Thermometers nicht die hohe Wärme fand, welche man vorauszusetzen zu müssen glaubte, gehörte mit zu den Gründen, welche schon früh geltend gemacht wurden; man dachte aber nicht daran, daß dies Organ nur ein Geringes wärmer als die Leber, nur ebenso warm wie das linke Herz zu sein braucht, um im Stande zu sein, das venöse Blut um $0^{0},44$ R. (um den oben gefundenen Unterschied der Wärme der beiden Herzhöhlen) zu erwärmen. Ferner konnte man sich nicht erklären, weshalb nicht auch außerhalb des Körpers bei Röthung des Bluts sich Wärme bildet. Die Beantwortung der Frage, ob dies nicht der Fall sei, noch verschiebend, wollen wir hier nur darauf aufmerksam machen, daß die Röthung des Blutes nicht das Zeichen einer Oxydation ist, so wie daß

[1]) Ob die Lungen auch außerhalb des Körpers auf die Oxydation des Blutes stärker als andere Körpertheile einzuwirken vermögen, wäre deshalb der Untersuchung werth, weil Bernard gefunden haben will, daß sie das einzige Organ des Körpers sind, durch welches Cyanverbindungen zerlegt werden können.

Digitized by Google

auch in einem dunkelgefärbten Blute noch Oxydation stattfinden muß, wenn nur zugleich mit der Kohlensäure sich freies Sauerstoffgas im Blute vorfindet.

Nach allen diesen Erörterungen scheint nun kein Grund vorhanden zu sein, den ausschließlichen Sitz der Oxydation in das allgemeine Haargefäßsystem oder in das Parenchym der Organe zu verlegen; Verbrennung muß überall da stattfinden, wo der Sauerstoff unter günstigen Verhältnissen (Wärme, Druck und innige Berührung) auf das Blut einwirkt, sie muß vorzugsweise im linken Herzen vor sich gehen, dann in allen Arterien, wird aber auch nicht fehlen in den Haargefäßen und selbst nicht in den Venen. Enthält auch wirklich das Venenblut mehr freie Kohlensäure als das Arterienblut, so zwingt dies uns ebenso wenig wie die dunkle Farbe des Venenblutes zur Annahme einer auf die Haargefäße beschränkten Verbrennung, denn entweder könnte das Gas nur aus den Salzen frei geworden sein, entsprechend der Ansicht von Mitscherlich, sowie der kürzlich von O. Rees vorgetragenen, oder es bliebe die Möglichkeit übrig, daß während die ersten Umwandlungen durch den mit den Blutbestandtheilen sich verbindenden Sauerstoff in der Lunge und in dem arteriellen System vor sich gehen, die fernern allmälig während des mehrfachen Kreislaufes durch die Lungen erfolgen, und nur die letzte Umwandlung, welche die in Kohlensäure ist, vorzugsweise durch die Einwirkung der Haargefäße zu Stande komme. Es bliebe dann immer noch ein gewisser Antheil an der Oxydation und an der Wärmebildung für die Haargefäße übrig. Und daß nicht auch hier sich Wärme bilde, dagegen spricht keineswegs die Abkühlung des hellrothen Bluts bei der Umwandlung in dunkelrothes; der Wärmeunterschied beweiset ja nur, daß an der Oberfläche des Körpers (über die Wärme des aus innern Organen zurückkehrenden Venenblutes wissen wir nichts) der Verlust an Wärme viel größer ist als die Erzeugung derselben. Auch in den tiefer liegenden Venen der Gliedmaßen ist das Blut kälter als in den Arterien, weil der Wärmeverlust sich von der Oberfläche in die Tiefe fortpflanzt, nur ist hier der Unterschied geringer als bei einer oberflächlich verlaufenden Vene. Je länger das Blut in den Venen der Gliedmaßen zurückgehalten wird, desto geringer ist seine Wärme.

Die Folgerungen, welche sich an die Vergleichung der Wärme der Lunge und des linken Herzens knüpfen, ließen wir bis jetzt noch bei Seite liegen; es galt nur zu zeigen, daß man nicht Recht habe zu glauben, die Erklärung der Verschiedenheit in der Wärme der beiden Blutarten aus der Oxydation werde durch die anderweitigen Eigenschaften der beiden Blutarten, namentlich durch den Gasgehalt derselben, vollkommen widerlegt. Ist es gelungen, hier einem irrigen Schluß vorzubeugen, so soll damit keineswegs auch die Voraussetzung bevorwortet sein, als müsse nothwendiger Weise der ganze Wärmeunterschied der beiden Blutarten einzig und allein der Verbrennung zugeschrieben werden, und könne nicht zum Theil auch anderen Vorgängen seinen Ursprung verdanken.

2) Aus dem Unterschiede der Temperatur des Bluts des linken Herzens oder der Arterien und der des Bluts der Hohlvene läßt sich, sobald man die in einer gewissen Zeit durch das Herz fließende Blutmenge kennt, die Wärmemenge berechnen, welche in 24 Stunden von dem Körper in der Lunge und dem Herzen gebildet und dem Blute mitgetheilt wird. Dieselbe muß, wenn alle Wärme aus der Verbrennung entsteht, derjenigen entsprechen, welche sich aus der Menge der täglich ausgeschiedenen Kohlensäure und des ein-

Digitized by Google

geathmeten zur Bildung von Wasser verwendeten Sauerstoffs, oder aus der Menge des verzehrten und nicht unverbrannt wieder ausgeschiedenen Kohlenstoffs und Wasserstoffs berechnen läßt. Da schon in der Lunge durch die Ausdünstung von Wasser und durch die Erwärmung der eingeathmeten Luft ein Theil Wärme verloren geht, da ferner auch noch in den Haargefäßen und in den Venen durch Verbindung des Sauerstoffs mit den Bestandtheilen des Bluts Wärme entsteht, so wäre zu erwarten, daß die berechnete Verbrennungswärme größer und nicht kleiner ausfalle als die aus dem Unterschied der Wärme der beiden Blutarten erhaltene. Schon Valentin und Donders, welche nach dem Vorgange Martenys' eine Berechnuug dieser Art anstellten, machten darauf aufmerksam, daß das Ergebniß nicht jener Erwartung entspricht. In Folgendem wollen wir sehen, ob die Voraussetzungen, von welchen man bei dieser Vergleichung ausgehen muß, sicher genug sind, um jedenfalls die etwa vorhandene Uebereinstimmung zu finden.

Die Menge Kohlenstoff, welche in der binnen 24 Stunden von einem Manne ausgeathmeten Kohlensäure enthalten ist, beträgt nach Valentin und Brunner im Mittel 287,3 Grm. (Valentin fand bei sich selbst 253,752 Grm.), nach Andral und Gavarret 252—264,32, nach Dumas 240, nach Scharling fast ebenso viel, wobei die Ausscheidung durch die Haut mit einbegriffen ist, nach Vierordt in der Ruhe 177,984 Grm., bei der Bewegung aber $^1/_3$ mehr. Wendet man die von Regnault für die Ausdehnung des kohlensauren Gases, das Gewicht der Kohlensäure und für die Zusammensetzung derselben gefundenen Werthe auf die von Vierordt bei 336‴ und 37° C. gemessenen Mengen der von ihm selbst ausgeathmeten Kohlensäure an, so erhält man als Mittel 167,4 Grm., und als Minimum und Maximum 113,3—289,4. Ich habe bei mir selbst noch geringere Mengen in der Ruhe (Nachmittags von 3—4 Uhr im Juni bei 18°,5 C.) gefunden, die für 24 Stunden nur 96 — 110 Grm. ausmachen würden (Morgens 11 Uhr fielen die Werthe noch etwas geringer aus), nach vorausgegangener Bewegung, so wie nach lebhaftem Gespräch aber soviel, daß auf 24 Stunden 157,3—179,4 Grm. kommen würden. — Zu der ausgeathmeten Kohlensäure ist noch ungefähr $^1/_{40}$ ihrer Menge hinzuzufügen, welche der durch die Haut ausgeschiedenen entspricht, um die ganze Menge des verbrannten Kohlenstoffs zu kennen. — Wie viel Wasserstoff sich mit Sauerstoff verbindet, läßt sich nicht anders als aus dem Ueberschuß des eingeathmeten Sauerstoffs über den in der ausgeschiedenen Kohlensäure vorhandenen bestimmen. Dieser aber wird sehr verschieden bei den Menschen angegeben, von einigen Forschern wurde seine Existenz überhaupt geläugnet und von andern, z. B. von Crawford, Lavoisier und von Dumas bis auf ein Drittel der Kohlensäure geschätzt. Im Ganzen ist die Untersuchung dieses Gegenstandes seit Allen und Pepys, Bostock und H. Davy sehr vernachlässigt worden, nur von Brunner und Valentin liegt eine Reihe von Versuchen vor, welche die früheren zum Theil an Genauigkeit übertreffen. Da sich bei denselben herausstellte, daß wenn 1000 Volumtheile Kohlensäure ausgeathmet werden, dafür im Durchschnitt 1174 Sauerstoffgas verschwinden, so ergiebt sich, daß auf jede 100 Theile Kohlenstoff 5,74 Theile Wasserstoff kommen, und da noch $^1/_{40}$ Kohlenstoff aus der durch die Zeit ausgeschiedenen Kohlensäure hinzuzufügen sind, so werden nach dieser Berechnung 5,6 Theile Wasserstoff auf 100 Theile Kohlenstoff zu gleicher Zeit vom menschlichen Körper verbrannt. Nehmen wir nun an, daß 200—300 Grm. Kohlenstoff sich binnen 24 St. mit Sauerstoff verbinden, so würde der verbrannte Wasserstoff 11,2—16,8 Grm. betragen. — Wer-

Digitized by Google

den diese Zahlen mit den entsprechenden Wärmecoefficienten für die beiden Elementarstoffe (wir nehmen 7875 für C und 34444 für H an) multiplicirt, so erhält man die Wärmemenge, welche in der genannten Zeit vom menschlichen Körper gebildet wird. Dieselbe beläuft sich ungefähr auf 2—3 Millionen Wärmeeinheiten (1575000 + 385773 = 1,960773 als Product der beiden niedrigsten Werthe und 2362500 + 578659 = 2,941159 als das der beiden höchsten). Von dem Grad der Sicherheit der Voraussetzungen, auf welche sich diese Berechnung gründet, ist schon früher die Rede gewesen, und bei Erwägung derselben wird man die Ueberzeugung gewonnen haben, daß die Beseitigung der möglicher Weise vorhandenen Fehler jedenfalls keine beträchtliche Vermehrung, vielleicht sogar eine Verminderung der erhaltenen Producte nach sich ziehen würde.

Die angenommenen Mengen der verbrannten Stoffe stehen in völliger Uebereinstimmung mit denjenigen, welche aus der täglichen Nahrung sich ergeben. Ein erwachsener kräftiger Mann kann recht gut bestehen bei einer täglichen Nahrung, welche 105 Grm. Protein, 90 Fett und 345 Stärkemehl enthält: in dieser Nahrung befinden sich aber 57,75+71,10+155,25=284,1 Grm. C und 7,35 + 10,35=17,7 Grm. H, wenn der Wasserstoff des Stärkemehls als schon mit dem Sauerstoff vereinigt angenommen wird. In den festen Bestandtheilen der Fäces und des Urins würden sich bei einer solchen Nahrung wiederfinden ungefähr 17,7 Grm. C und 3,3 Grm. H, so daß also 266,4 Grm. C und 14,4 Grm. H zur Verbrennung übrig bleiben, was fast ganz dem vorher berechneten Verhältniß zwischen beiden Stoffen entspricht. Die Wärmemenge würde demnach sein 2097900+495994=2,593894 Wärmeeinheiten. Freilich, wenn, wie Liebig annimmt, täglich 417 Grm. C dem Körper einverleibt würden, von denen etwa nur 26 Grm. nicht in Kohlensäure umgewandelt würden, und auf 391 Grm. C 21,9 Grm. H nach dem angenommenen Verhältniß kämen, so würde das Product höher ausfallen, nämlich 3079125 + 754324 = 3,833449. Wäre es auch ganz richtig, daß jeder erwachsener Mann im Durchschnitt eben so viel Kohlenstoff wie ein hessischer Soldat, von dem Liebig seinen Ansatz hernimmt, täglich verspeiset, so würde indessen die Wärme wahrscheinlich doch nicht so viel, wie eben berechnet ist, betragen, weil die Nahrung der Soldaten hauptsächlich aus Brot besteht, dessen Stärkemehl keinen verbrennbaren Wasserstoff enthält. Uebrigens hat bekanntlich Scharling gegen Liebig bemerkt, daß die Menge Kohlenstoff zu hoch angeschlagen sei, weil ein arbeitender Matrose nur 315 Grm. C im Durchschnitt täglich verzehrt. Rechnet man hiervon die unverbrannt wieder ausgeschiedene Menge ab, so fällt der Rest innerhalb derjenigen Größen, welche aus der täglichen Ausscheidung von Kohlensäure so eben sich ergeben haben. Also auch von dieser Seite her kommen wir zu dem Resultat, daß die Zahl der von dem menschlichen (männlichen) Körper durch die Verbrennung gebildeten Wärmeeinheiten in der Regel nicht die Zahl von drei Millionen übersteigt.

Von viel geringerer Bestimmtheit sind die Voraussetzungen, welche man der Berechnung der in 24 Stunden von einem Menschen gebildeten Wärme der beiden Blutarten zu Grunde legen kann. Die Menge des Bluts, welche durch das Herz in einer gewissen Zeitdauer fließt, läßt sich zwar ungefähr aus der Weite der Herzhöhlen und aus der Zahl der Pulsschläge in einer gewissen Breite schätzen, allein um wie viel die Wärme des linken Herzens bei dem Menschen die der Hohlvene übertrifft, darüber fehlt jede Angabe, und wir sind lediglich darauf hingewiesen, die bei dem Hunde gefundenen

Digitized by Google

Unterschiede auf den Menschen zu übertragen. Somit besteht die Aufgabe darin, zu versuchen, ob die Werthe für jenen Unterschied und für die Blutmenge, welche man anzunehmen gezwungen ist, um vermittelst ihrer eine der aus Verbrennung berechneten Wärmemenge gleich kommende Zahl zu erhalten, wahrscheinlich oder möglich sind. Martens glaubte eine Uebereinstimmung zu finden und schloß daraus zurück auf die Richtigkeit der Verbrennungstheorie. Die Zahl der Wärmeeinheiten, von welcher er ausging, war nicht zu hoch, nämlich 1980 für die Stunde, also 2,851200 für 24 Stunden, aber er nahm nur 2,3 Liter = 2,5 Kilogrm. Blut an, das in einer Minute das Herz passirt; die Menge von 33 Grm. Blut für jeden Herzschlag ist aber zu gering. Ihr würde eine Erhöhung von $0^{o},8$ C., die dem Blute im kleinen Kreislaufe mitgetheilt würden, entsprechen. Nach Valentin's früherer Angabe faßt aber die Herzkammer 60, nach seiner späteren 103 Grm. Blut. Schlägt das Herz nun 75,5 mal in einer Minute, wird das Venenblut bei seinem Durchgang durch Lunge und Herz um $0^{o},65$ C. erwärmt, und hat das Blut eine specifische Wärme von 0,945, so würden auch ohne Berücksichtigung des Verlustes an Wärme durch das Athemholen, je nachdem man jene geringere oder größere Weite der Herzhöhlen annimmt, 4,008524 oder 6,881787 Wärmeeinheiten herauskommen. Auch selbst wenn wir davon ausgehen, daß 12 Pfd. Blut, welche dem menschlichen Körper im Durchschnitt zugeschrieben werden, binnen einer und einer halben Minute den Kreislauf mit Hülfe von 75,5 Herzschlägen in einer Minute vollenden, so daß also nur 49,557 Grm. Blut mit jedem Herzschlag weiter getrieben würden, müßte doch die Zahl der Wärmeeinheiten 3,309577 betragen und größer sein als diejenige, welche sich aus der Menge des Brennmaterials der Nahrung oder der ausgeschiedenen Producte der Verbrennung ergiebt.

Liegt in der Rechnung kein Fehler, so folgt daraus, daß in der Lunge oder im Herzen sich eine Wärmequelle befindet, welche nicht der Verbrennung angehört. Am ersten könnte man vermuthen, daß der Wärmeunterschied zwischen dem Blute des linken Herzens und der Hohlvene zu hoch angeschlagen sei, die bei dem Menschen nicht so groß als bei den Thieren zu sein braucht, weil durch den Schutz der Kleider und durch die im Verhältniß zur Körpermasse geringere Oberfläche die Abkühlung des Venenbluts geringer ist als bei den Hunden; allein hierzu ist kein Grund vorhanden, denn der Unterschied zwischen der Wärme des Bluts in den Arterien und in den Venen ist bei den Menschen nicht geringer, und die Wärme der Muskeln der Gliedmaßen, wenigstens in dem Oberarm, ist bei den Hunden höher als bei den Menschen. Auch ergiebt eine den Hund betreffende Berechnung ebenfalls einen Ueberschuß an Wärme aus der Erwärmung des Bluts über die aus der Verbrennung. — Da auch nach den Versuchen von Despretz und Dulong die Verbrennungswärme den Verlust nicht ganz deckt, falls man für den Kohlenstoff keinen höheren Wärmecoefficienten annimmt, als oben geschehen ist, so tritt das Ergebniß unserer Berechnung nur insofern mit dem der französischen Forscher in Widerspruch, als hier der Unterschied nicht so groß ist, als er dort ausfällt. Man könnte nun daran denken, daß vielleicht ein Theil der Wärme des arteriellen Bluts wieder in den Haargefäßen auf unbekannte Weise gebunden wird, so daß dieser Verlust nicht in die Schätzung der übrigen mit aufgenommen werden kann. Wäre es wahr, was Crawford behauptet hat, daß das arterielle Blut eine geringere Wärmecapacität als das venöse besitzt, so wäre hier eine Aushülfe gefunden; allein es sprechen die späteren, freilich sehr unvollständigen Versuche J. Davy's gegen diese

Digitized by Google

Annahme, und es ist auch ein solcher Unterschied gar nicht gut möglich, da beide Blutarten chemisch sehr wenig von einander verschieden sind.

Aufsuchung anderer Wärmequellen im Körper außer der Verbrennung. — Hatten wir uns nun zuerst überzeugt, wie der Beweis, daß alle thierische Wärme aus der Verbrennung hergeleitet werden könne, so daß jeder Grund fehle, nach anderen Wärmequellen sich umzusehen, keineswegs so sicher sei, wie neuerdings behauptet ist, so werden wir noch mehr, als es bei der Beurtheilung der Versuche von Dulong und Despretz der Fall war, durch die so eben vorausgegangene Betrachtung aufgefordert, nicht die Untersuchung über den Ursprung der thierischen Wärme als zur Zeit schon abgeschlossen zu erklären; wir werden sogar gezwungen, anderen Quellen nachzuforschen, und werden dabei schon auf den Ort hingewiesen, wo dieselben zu finden sein müssen. In der Lunge oder im linken Herzen dürfen wir ihre Lage vermuthen.

1) Es ist das Verdienst Fr. Nasse's, auf die Wärmeerzeugung im Herzen neuerdings die Aufmerksamkeit der Physiologen hingelenkt zu haben. Da die Frage, ob und wie das Herz durch seine Thätigkeit zur Entwickelung von Wärme beitrage, eine sehr wichtige ist, so wird es gerechtfertigt erscheinen, wenn der Anfang damit gemacht wird, sich darnach umzusehen, ob das, was über die Zahl der Herzschläge, die Größe des Herzens, die Kraft des Herzens bei den verschiedenen Thieren und einzelnen Individuen bekannt ist, mit deren Wärme übereinstimmt.

Im Ganzen, wenigstens bei mittlerer Temperatur der Luft, haben die kaltblütigen Thiere einen selteneren Herzschlag als die warmblütigen. Die Vergleichung beider Erscheinungen bei den verschiedenen Klassen und Ordnungen der letzteren weiset häufiger ein Zusammenfallen höherer oder niedriger Werthe derselben als das Gegentheil davon auf. Unter den Gattungen dagegen findet sich die Uebereinstimmung schon viel seltener, doch oft auch wieder auf eine sehr auffallende Weise, wie namentlich bei allen kleineren Thieren. Im Durchschnitt ist dies auch der Fall bei denjenigen Säugethieren, deren Wärme und Puls uns am besten bekannt sind; eine Proportion läßt sich indessen aus beiden Reihen nicht bilden. — Die Wärmeverschiedenheit nach dem Geschlecht stimmt nicht mit der Verschiedenheit im Pulse; das Alter bietet, mit Ausnahme des höheren Alters, wo sich Pulszahl und Wärmehöhe zu einer Proportion verbinden lassen, keine Uebereinstimmung dar. In Krankheiten gehen beide Größen meist ziemlich parallel, jedoch finden sich sehr wichtige Ausnahmen. Mit der Steigerung der Wärme vermehrt sich allerdings die Zahl der Herzschläge oft so genau, daß auf $^1/_{10}{}^0$ R. Wärme 2—3 Schläge kommen, aber nicht folgt die Wärmehöhe der Zahl der Pulsschläge. Die Schwankungen beider Werthe während des normalen Lebens eines und desselben Menschen fallen ziemlich zusammen, so weit sie von den Tageszeiten abhängig sind, ebenso bei Bewegung, nicht aber nach dem Zustande der Verdauung. Versuche, welche ich mit Darreichung von Digitalis bei Kaninchen anstellte, ergaben eine sehr große Zunahme der Zahl der Herzschläge, und mit jeden 22 Schlägen eine Steigerung von ungefähr 0^0,1 R. In den Beobachtungen von Chossat bei geköpften Thieren, deren Herzthätigkeit durch künstliches Athmen unterhalten wurde, sank dagegen die Wärme dann am meisten, wann der Herzschlag am häufigsten war.

Vermehrte und verminderte sich nun auch regelmäßig mit der Wärme der äußeren Theile des Körpers die Zahl der Zusammenziehungen des Herzens, so würde dies indeß doch kein hinreichender Grund sein, um auf

Digitized by

Erzeugung von Wärme in diesem Organ schließen zu können, denn erstens entspricht mit wenigen Ausnahmen stets der Zahl der Herzschläge auch die Zahl der Athemzüge, und es könnte also diese Function und nicht jene es sein, von welcher die Höhe der Wärme bedingt wird. Allerdings ist es sowohl in der Gesundheit als in der Krankheit weit mehr die Zahl der Herzschläge als die der Athemzüge, welche mit der Höhe der Achselwärme gleichen Schritt hält; allein es giebt auch wiederum wichtige Ausnahmen, in denen sich die Wärme nicht nach der Herzthätigkeit, sondern nach der Zahl der Athemzüge richtet (hierher gehört unter den Krankheiten, nach Roger, die Meningitis), und ebenso zeigen dies die Versuche, in welchen das Athemholen durch ein Hinderniß verlangsamt, der Herzschlag aber beschleunigt wird. Zweitens aber ist bei der Beurtheilung des Zusammenhanges einer höheren Wärme der äußeren Theile des Körpers mit der Beschleunigung des Herzschlags wohl zu beachten, daß es jedenfalls nicht allein die Wärme erzeugende Kraft des Herzens ist, welche jene Wirkung hervorbringt, sondern auch die durch den vermehrten Herzschlag bewirkte größere Zufuhr von warmem arteriellen Blut zu der Peripherie des Körpers. Uebertrifft diese in Krankheiten die normale Wärme des Bluts, so fällt freilich dies Bedenken weg, und dann kann erst durch die Untersuchung, ob diese abnorme Wärme nicht in einer Vermehrung des Athmens oder in einer gehinderten Abgabe ihren Grund habe, festgestellt werden, ob die Vermehrung der Herzthätigkeit die Erhöhung der Wärme hervorbringe. Zu einer solchen Untersuchung fehlt es aber leider meist an dem hinreichenden Material.

Es ist zweitens als ein Fingerzeig auf die Wärme bildende Thätigkeit des Herzens das Verhältniß des Gewichtes dieses Organs zu dem des ganzen Körpers angesehen worden. Wenn auch hin und wieder eine recht auffallende Uebereinstimmung zwischen der relativen Größe des Herzens und der Wärme des Thieres vorkommt, so ist doch eine solche keineswegs allgemein. Es sind die bis jetzt bekannten Wägungen des Herzens leider nur auf wenige Thiere beschränkt, und auch hier nicht einmal zahlreich und genau genug, um ein richtiges Mittel für jedes Thier gewinnen zu können. Nach ihnen kommen auf 1000 Theile Körpergewicht folgende Theile Herzsubstanz: Bei den Vögeln 14,1 (8,2—20,0), bei der Maus 10,4 (8,3—12,5), bei dem Hunde 8,2 (dies ist das Mittel aus allen mir vorliegenden Messungen, die jedoch sehr von einander abweichen; Legallois fand nämlich 5,5, ich aber 8,45, 9,62 und 13,97, letzteres bei einem noch nicht ein Jahr alten Hunde), bei dem erwachsenen Menschen 6,46 (6,25—6,67), bei dem Frosche 4,06, bei dem Kaninchen 2,9 (2,2—4,05), bei den Fischen 2,08 (1,30—2,86). Dieser Reihe entspricht nicht die aus der Wärme gebildete (Vögel 33°,7 R., Maus 32°, Kaninchen 31°,75, Hund 31°,3, Mensch wenigstens 31°, Frosch und Fische ohne bemerkbare Eigenwärme); namentlich nehmen das Kaninchen und der Frosch in ersterer eine ganz falsche Stelle ein [1]). Im Uebrigen, und besonders in der Stellung der Vögel zu den Säugethieren, ist die Parallele augenscheinlich. Die kaltblütigen Thiere aber müßten ein bei Weitem kleineres Herz haben im Vergleich mit den warmblütigen, da sie durch eine zu große Kluft in der Wärme von jenen getrennt sind. Die Thatsache, daß diejenigen Fische, welche an Wärme alle anderen übertreffen, ein sehr großes Herz besitzen, zeugte nur dann für die

[1]) Da das Herzgewicht für das Kaninchen nur nach Legallois bestimmt ist, und derselbe für den Hund ein zu niedriges Gewicht angegeben hat, so wäre es möglich, daß auch ein ähnlicher Irrthum bei dem Kaninchen obwaltete.

Digitized by Google

Wichtigkeit des Herzens als Wärmequelle, wenn diese Thiere sich nicht gleichzeitig durch einen großen Blutreichthum auszeichneten. Diesem entspricht höchst wahrscheinlich auch ein stärkeres Athmen. Daß überhaupt in dem Thierreiche ganz augenscheinlich die Athmungsgröße noch mehr mit der Wärmehöhe übereinstimmt als das Gewicht des Herzens, spricht nicht zu Gunsten eines großen Einflusses dieses Organs.

Das Gewicht kann freilich nicht für sich allein das Maß für die Thätigkeit des Herzens abgeben. Zunächst wird diese außerdem durch die Zahl der Contractionen bestimmt. Die Multiplication des relativen Herzgewichtes mit der Zahl der Herzschläge in einer Minute liefert den Ausdruck für die in einer Minute thätige Muskelsubstanz auf 1000 Theile Körpergewicht; man erhält auf diese Weise für den Menschen und die vorher genannten Thiere, mit Ausnahme der Fische, deren Herzschlag unbekannt ist, folgende Zahlen: Vögel 1804, Maus 1250, Hund 779, Mensch 503, Kaninchen 347, Frosch 163 (wobei die Zahl der Herzschläge in der angegebenen Reihenfolge angenommen ist = 128, 120, 95, 75½, 120, 36, 40). So rückt nun zwar das Kaninchen über den Frosch, aber noch immer nicht in diejenige Stelle, welche es seiner Wärme zufolge einnehmen müßte, und die Unterschiede zwischen den warmblütigen Thieren sind in dieser Reihe so beträchtlich, daß sie zu denen in der Wärme in gar keinem Verhältniß stehen, während andererseits der Unterschied zwischen jenen Thieren und dem Frosche viel zu gering ist.

Ebenso wenig wie die relative Größe des Herzens der anatomische Ausdruck seiner Thätigkeit ist, kann die Schnelligkeit des Kreislaufs dafür gelten. Wohl ist dies bei einem und demselben Individuum, dessen Blutmenge stets sich gleich bleibt, der Fall; hier könnte sogar schon nach der Zahl der Herzschläge, durch welche in den Zuständen des normalen Lebens die Schnelligkeit der Blutbewegung hauptsächlich bedingt wird, die Herzthätigkeit geschätzt werden; aber nicht so bei verschiedenen Körpern, und zumal nicht bei verschieden gebauten Thieren. Außer von derjenigen Menge Blut, welche im Verhältniß zur Größe des Körpers das Herz in einer bestimmten Zeit weiter treibt, und die bedingt ist durch die Kraft des Herzens, die Weite seiner Höhlen und die Zahl seiner Contractionen, hängt die Schnelligkeit des Blutstromes von der gesammten Blutmenge und von der Weite der Blutgefäße ab. Hätten wir Kenntniß von der Geschwindigkeit, mit welcher das Blut in den Adern der verschiedenen Thierarten fließt, so könnte die Vergleichung dieser Thatsachen mit der Wärme der Thiere noch zu wichtigeren Ergebnissen führen, als die Vergleichung jener mit der Zahl der Herzschläge darbietet. Nur durch Versuche, nicht aber aus Berechnung läßt sich die Schnelligkeit der Blutbewegung erkennen: die Zahl der Pulsschläge und die relative Blutmenge des Körpers sind als die einzigen Elemente der Rechnung, welche uns zu Gebote stehen, nicht hinreichend, um die in einer bestimmten Zeit durch das Herz strömende Blutmenge in ihrem Verhältniß zum Körpergewicht zu bestimmen. Dadurch, daß man beobachtete, in welcher Zeit sich bei einigen Thieren die Wirkung eines in die Halsvene eingespritzten giftigen Stoffes auf das Herz und auf das Rückenmark bemerkbar macht, ist man in Stand gesetzt, für die Zeitdauer des Kreislaufes bei diesen Thieren eine Proportion aufzustellen. Dieselbe lautet für Pferd, Hund, Katze und Kaninchen = 1 : 1,6 : 3,2 : 3,55; sie weicht also von der durch die Zahl der Herzschläge gegebenen (1 : 2,4 : 2,9 : 3,1) nicht viel, bloß in Betreff der Differenz des Hundes von den Nebengliedern etwas ab (woran vielleicht der Umstand Schuld ist,

daß der Hund durch die Verschiedenheit seiner Größe nach der Race die Feststellung des ihn betreffenden Mittels erschwert). Die Ordnung der Glieder in beiden Reihen ist dieselbe wie in derjenigen, welche die Wärme jener Thiere bildet (1 : 1,010 : 1,016 : 1,025), aber der Unterschied ist ein weit größerer. Nun muß man aber bedenken, daß die letzteren Zahlen nicht die in einer gewissen Zeit im Verhältniß zur Größe des Körpers gebildete Wärmemenge bezeichnen, sondern nur die Wärme in den von außen her zugänglichen Höhlen. Da die kleineren Thiere wegen verhältnißmäßig größerem Umfange auch verhältnißmäßig mehr Wärme abgeben müssen, so würde die Proportion aus der gebildeten Wärmemenge schon mehr der aus der Schnelligkeit des Kreislaufs entsprechen. Auch die kaltblütigen Thiere, denen Wärmebildung, wenn sie auch noch nicht berechnet ist, trotz der Kälte ihrer Oberfläche nicht fehlt, würden wahrscheinlich in dieser Proportion eine der Schnelligkeit ihres Kreislaufs, nicht aber der Zahl ihrer Herzschläge entsprechende Stellung einnehmen. — Ist es nun zufolge der Versuche von Blake, die ich wiederholt und auf die Katze ausgedehnt habe, erwiesen, daß, je kleiner ein Thier, desto schneller das Blut seinen Umlauf vollendet, so ist für uns nicht ohne Wichtigkeit zu wissen, wodurch diese größere Schnelligkeit der Blutbewegung bedingt ist. Die Zahl der Herzschläge hat ohne Zweifel, wie die gegebene Reihe derselben bei den Thieren anzeigt, großen Einfluß; zugleich muß das Verhältniß der Blutmenge zum Körpergewicht wirksam sein, da je größer das Thier, desto blutreicher sein Körper ist, also desto mehr Zeit oder Kraft erfordert wird, um das Blut umzutreiben. Wäre der Druck des Bluts in den Arterien das Maß für die Herzkraft, so würde diese nicht an der größeren Schnelligkeit der Blutbewegung bei kleineren Thieren Antheil haben, denn nach Valentin steht der absolute Druck des Bluts in den Arterien stets in einem und demselben Verhältniß zum Körpergewicht; da aber in einem viel geringeren Grade der Längendurchmesser der Thiere als das Körpergewicht zunimmt, so müssen die Thiere, je kleiner sie sind, im Verhältniß zu ihrer Größe einen desto geringeren Herzdruck zeigen. Wenn nun, wie wir gesehen haben, die Wärmebildung eines thierischen Körpers in einem Zusammenhange mit der Schnelligkeit des Kreislaufes steht, so ist es unter den diese bestimmenden Momenten nur die Zahl der Herzschläge, welche mit der Wärmehöhe übereinstimmt, nicht aber der Herzdruck und die Blutmenge. Daß nun darin noch kein Beweis für einen directen Einfluß der Herzthätigkeit auf eine Bildung von Wärme liegt, ist wohl klar.

Da es für unsere Zwecke sehr wichtig wäre, die Herzkraft verschiedener Thiere mit einander vergleichen zu können, directe Messungen aber fehlen, so möge hier noch ein Versuch erlaubt sein, denselben ungefähr durch eine Berechnung zu schätzen, indem wir die relative Blutmenge mit der relativen Geschwindigkeit des Blutstroms multipliciren. Die letztere wird gegeben durch den Quotienten aus der absoluten Schnelligkeit des Kreislaufs für einen und denselben Theil des Gefäßsystems in die Größe des Körpers. Nimmt man das Verhältniß der Größe für die vier Säugethiere, bei denen das der Geschwindigkeit der Blutbewegung so eben angegeben ist, folgendermaßen an: Pferd : Hund : Katze : Kaninchen = 6 : 2 : 1,4 : 1, so verhält sich deren relative Geschwindigkeit des Kreislaufes wie 1,69 : 0,91 : 1,27 : 1, und ist ferner die Proportion ihrer relativen Blutmenge 1,5 : 1,5 : 1,08 : 1 (wobei die Blutmenge des Pferdes nur so gesetzt ist, als das Mittel aus Hering's und Delafond's neueren, sich einander widersprechenden Untersuchungen ergiebt), so verhielte sich die Herzkraft dieser vier Thiere wie

Digitized by Google

2,53 : 1,36 : 1,37 : 1. Das Huhn würde noch unter das Kaninchen zu stehen kommen. Die Wärme dieser Thiere bildet aber gerade eine Reihe in umgekehrter Folge.

Es ist somit klar, daß die Herzthätigkeit nicht die Höhe der Wärme eines Thieres bestimmt, daß sie in Vergleich mit dem Athmen in dieser Hinsicht nur eine untergeordnete Bedeutung haben kann.

Ganz unmittelbar weisen die Wärmemessungen und namentlich die von W. Nasse auf die Entstehung der Wärme im linken Herzen hin. Wenn wir auch begründete Zweifel hegen können, daß der bei Hühnern im Versuch aufgefundene Unterschied zwischen der Wärme der linken Kammer und des gleichseitigen Vorhofs oder der Lungenvene ebenso groß auch im ganz normalen Zustande sei, und wenn höchst wahrscheinlich bei diesen Thieren die Wärme des arteriellen Bluts im Verhältniß zu der des venösen eine höhere ist als bei den Menschen und den Säugethieren, so läßt sich doch durchaus nicht bezeichnen, in wie weit die bei jenen Thieren angegebenen Wärmeverhältnisse von denen der Säugethiere abweichen. Es kann uns bei dem Mangel an Thatsachen, um über die Wirklichkeit zu entscheiden, demnach nichts weiter übrig bleiben, als überhaupt nur die Möglichkeit der Erwärmung des Bluts durch das Herz zu untersuchen.

Das Herz muß durch seine Zusammenziehungen zur Entwickelung der Wärme beitragen, weil jeder andere Muskel schon bei einer einmaligen Contraction Wärme entwickelt. Diese ist jedoch nur unbeträchtlich, wie die unten zu erwähnenden Thatsachen beweisen. Ein Maß für die auf diese Weise entstandene Wärme zu finden ist übrigens bis jetzt noch unmöglich. — Durch mechanische Kräfte entsteht Wärme auf eine zwiefache Weise, erstens durch Reibung und zweitens durch Verdichtung; diese wird wieder gebunden durch die nachfolgende Ausdehnung, jene aber bleibt frei nach der Rückkehr der Theile in ihre frühere Lage. Durch die Wirkung der Herzcontraction muß nun auf beiderlei Weise sich Wärme bilden, indem erstens das Blut an den Wandungen des Herzens und besonders an den Oeffnungen sich reibt und die Blutkörperchen unter sich selbst dabei sich reiben, und zweitens das Blut einem viel stärkeren Grad des Druckes unterworfen wird, als es in den Venen der Fall war, welcher Druck in dem linken Herzen noch einmal so groß ist als in dem rechten. Was die Reibungswärme anbelangt, so geben nicht bloß harte Körper Wärme, sondern auch weiche und flüssige, zuweilen diese selbst mehr als jene; nicht bloß bei sehr heftigem Druck, sondern auch schon bei sanftem, wenn nur die Bewegung rasch genug ist. J. P. Joule hat in neuester Zeit verschiedene Flüssigkeiten durch Bewegung eines festen Körpers, eines metallenen horizontalen Fächerrades, erwärmt und die dabei verbrauchte Kraft mit der Wärme verglichen. Ein Grm. Wasser braucht 428,8, Wallfischthran 427,1, Quecksilber 432,1 Grm., um 1° C. an Wärme zuzunehmen. Ob Anwesenheit von weichen Partikelchen in den Blutkörperchen die Höhe der Wärme zu vermehren vermag, ist noch nicht ausgemacht. — Ueber die Wärme, welche aus Compression von Flüssigkeiten entsteht, liegen noch keine völlig beweisenden Thatsachen vor. Zwar hat Oerstedt bei Anwendung ganz außerordentlicher Druckkräfte Spuren von Wärme auf diese Weise hervorgebracht, allein er hat keineswegs den Beweis geliefert, daß die Compression der Flüssigkeit, welche bei dem Wasser, besonders in der Wärme, so äußerst gering ist, und nicht die gleichzeitig dabei stattfindende der festen Theile des Apparats es ist, welche jene Spuren von Wärme bewirkte. Auch Fr. Nasse und J. R. Mayer in Heilbronn erzeugten durch Zusammendrücken

Digitized by Google

von Flüssigkeiten Wärme. Während es Ersterem gelang, arterielles und venöses Blut durch Druck um 1 — 2° R. zu erwärmen, zeigte sich auf Wasser der Druck unwirksam. Wahrscheinlich lag der Grund dieser Verschiedenheit in einem Vorgang, den die zugleich mit eingeschlossene Luft auf das Blut, aber nicht auf das Wasser auszuüben vermag. Auch könnte die Anwesenheit der Blutkörperchen, die in dem comprimirten Blute noch in Bewegung bleiben und sich aneinander reiben, einigen Antheil haben. Dies letztere ist vielleicht auch der Hauptgrund, weshalb ich in folgendem Versuche wohl durch Blut, aber nicht durch Wasser, Wärme entwickeln konnte. Ich schüttelte Wasser und ebenso viel geschlagenes Venenblut in getrennten Flaschen 10 Minuten lang sehr heftig mit einer großen Menge atmosphärischer Luft; dann wartete ich, bis die Wärme beider Flüssigkeiten unter sich und mit der umgebenden Luft ganz gleich war, und schüttelte darauf beide Flaschen ebenso lange noch einmal. Das Blut war dann dadurch etwas wärmer geworden, das Wasser aber nicht. Hier waren also beide Flüssigkeiten vorher schon soviel, als durch das Schütteln möglich ist, mit der atmosphärischen Luft gesättigt, so daß sich erwarten ließ, es werde die Absorption der Luft in beiden Flüssigkeiten bei Wiederholung des Schüttelns aufgehoben sein. — Diejenige Wärme, welche durch die Compression des Bluts in dem Herzen, besonders in dem linken, entsteht, muß wieder verloren gehen, sobald dieser Druck aufhört, also zum Theil schon in den kleinen Arterien, noch mehr aber in dem Haargefäßsystem. Da die auf diese Weise bewirkte Steigerung der Wärme des Bluts nur sehr gering sein kann, so ist aus ihr nicht die Differenz der Wärme zwischen den beiden Blutarten erklärbar. — Drittens muß nun die Oxydation des Bluts durch das Herz sehr befördert werden. Der Sauerstoff dringt zunächst in das Serum und von diesem in die Blutkörperchen. Absorbtionswärme kann in dem Herzen nicht entstehen, denn der Sauerstoff ist von dem Blute, wenigstens von der Blutflüssigkeit in den Lungen schon absorbirt, aber durch den Druck muß eine jede chemische Verbindung, so auch die des Sauerstoffs, mit den verbrennbaren Bestandtheilen des Bluts befördert werden. Daß diese schon in dem arteriellen Gefäßsystem überhaupt möglich sei, darüber ist oben gehandelt worden; wird auch im Herzen noch nicht die Kohlensäure fertig gebildet, so ist doch die größte Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß die Oxydation, deren Product sie ist, wesentlich gefördert wird, und daß ganz besonders hier die Oxydation des Wasserstoffs vor sich geht. — Lassen sich nun, wie ich glaube, keine Einwendungen machen gegen die Annahme dieser drei verschiedenen Arten, auf welche das Herz Wärme hervorzubringen vermag, so fragt es sich nun, ob die rein mechanische Wirkungsweise oder die durch den Druck bedingte chemische die stärkere ist. Gegen die Wichtigkeit der letzteren kann geltend gemacht werden, daß, nach Fr. Nasse, die künstliche Compression des Venenbluts ebenso gut wie die des Arterienbluts Wärme bildet; da aber auch im ersteren stets noch Sauerstoff aufgelöst ist, und bei dem Auffangen des aus der Ader ausfließenden Bluts nothwendig sich demselben Luft beimischt, so kann auch bei dem Druck des Venenbluts Oxydation stattfinden. Diese Erklärungsweise dürfte auch anzuwenden sein auf die Versuche des obengenannten Schriftstellers, in denen er bei einem Thiere, dem er die Luftröhre zugeschnürt hatte, durch Schläge auf den Schädel oder durch elektrische Entladungen eine Vermehrung der Wärme hervorbrachte. Eine Oxydation des Bluts dauert nämlich auch dann noch in einem gewissen Grade fort, wenn das Athmen aufgehört hat, denn in dem Venenblut ist stets noch Sauerstoffgas enthalten. Auch gehen bei der Wärme des Körpers immer

Digitized by Google

noch diejenigen Umwandlungen fort, welche zwar ohne den atmosphärischen Sauerstoff zu Stande kommen, die aber doch ebenfalls nicht ohne Erzeugung von Wärme vor sich gehen. Außerdem ist es gar nicht ausgemacht, ob die beobachtete Erhöhung von Wärme in den außen gelegenen Theilen nicht bloß dadurch bewirkt wurde, daß der durch den Reiz erregte Herzschlag mehr und natürlich wärmeres Blut denselben zuführte.

Die Versuche Joule's, welche die bewegende Kraft angeben, die erforderlich ist, um die Wärme von 1 Grm. Flüssigkeit um 1° C. zu erhöhen, würden uns in Stand setzen, genau die Wärme, die durch die Bewegung des Bluts im Herzen entsteht, zu bestimmen, wenn wir mit Sicherheit die Herzkraft anzugeben wüßten. Es fehlen uns aber hierzu die Mittel, denn das von Valentin angewandte Verfahren, aus der Größe des Drucks der nach ihrer Höhe und Basis berechneten Blutsäule, unter welchem sich das Herz contrahirt, dieselbe zu bestimmen, ist doch ein mangelhaftes, weil es darauf ankommt, wie hoch die Blutsäule bei jedem Herzschlag gehoben und in welcher Zeit die Hebung vollbracht wird. Es ist indessen doch der Mühe werth, wenn auch mit unvollständigen Factoren operirend, eine Vergleichung der Wärmemenge, welche bei den verschiedenen Thieren auf dem angegebenen Wege erzeugt wird, anzustellen. Wir gehen dabei von der Annahme aus, daß gleiche Gewichtstheile Herzsubstanz überall gleiche Kraft entwickeln, und berechnen diese aus dem Drucke, welchen das Blut in den Arterien eines Hundes zeigt. Derselbe beträgt $22\frac{1}{2}$ Loth bei einem 9 Loth schweren Herzen. Nehmen wir an, daß die Kraft der rechten Herzkammer halb so groß sei als die der linken, so wäre die gesammte Kraft des Herzens gleich $33\frac{3}{4}$ Loth. Es kommt demnach eine Kraft von $3\frac{3}{4}$ Loth auf 1 Loth Herzsubstanz. In einem Tage entwickelt also das Herz eines Hundes, bei 95 Herzschlägen in einer Minute, eine Kraft von $95 . 1440 . 3{,}75 = 513075$ Loth auf jedes Loth Herzsubstanz, oder da auf 1000 Theile Körper bei dem Hunde 8,197 Theile Herzsubstanz kommen, so fällt in der angegebenen Zeit auf 1000 Theile Gewichtstheile des Körpers eine Herzkraft von 4205675 gleicher Gewichtstheile. Läßt sich nun das Blut durch denselben Kraftaufwand wie das Wasser erwärmen, was sehr wahrscheinlich ist, da, nach Joule, gleiche Gewichte Wasser, Quecksilber und Wallfischthran fast ganz gleiche Kräfte erfordern, um durch Bewegung bis zu gleicher Höhe erwärmt zu werden, und verlangt 1 Grm. Wasser ein Gewicht von 428,8 Grm., um auf 1° C. erhöht zu werden[1]), bildet also 1 Grm. Bewegungskraft $0^{o},002332$ Wärme (d. h. vermag es 1 Grm. Wasser um soviel Grad zu erwärmen), so haben wir 9808 Wärmeeinheiten, welche durch das Herz auf 1000 Theile Körpergewicht eines Hundes während 24 Stunden erzeugt werden. Dieselbe Berechnung auf das Herz des Menschen, des Kaninchens und der Wallen ange-

[1]) Gegen die Richtigkeit des von Joule gefundenen mechanischen Aequivalents für die Wärme sind neuerdings in Liebig's und Kopp's Jahresbericht für 1847 und 1848 (erstes Heft) Zweifel erhoben worden, indem dieselbe zu hoch angegeben sei, weil der mechanische Effect bei Ausdehnung der Gase nach Rechnung der von Dulong bestimmten Ausdehnungswärme nur 368,5 Grm. beträgt, und das Product der Multiplication der Quadratwurzel aus der nach Joule's Angabe berechneten specifischen Wärme der Luft mit der Newton'schen Schallgeschwindigkeit bedeutend hinter der Wahrheit zurückbleibt. Seguin hat jedoch durch Berechnung der Ausscheidung des Dampfes bei dem Uebergange der freien Wärme in die latente als Mittel auf eine Wärmeeinheit eine mechanische Wirkung von 449 Grm. gefunden. Wäre bei Joule's Versuchen ein Theil der Wärme verloren gegangen, so würde die Wärme, welche das Herz erzeugt, noch höher ausfallen, als sie in unserer Berechnung gefunden ist.

Digitized by Google

wandt, giebt uns dann folgende Zahlen 6339, 4370 und 2557; bei den Vögeln erhalten wir 13212 bis 33376. Vergleichen wir diese Wärme mit der durch die Verbrennung hervorgebrachten, so zeigt es sich, daß sie sich zu dieser bei den Menschen wie 1 : 7,3, bei den Hunden wie 1 : 8,8, bei den Kaninchen aber nur wie 1 : 10,6 verhält. Sie ist also keineswegs hinreichend, den Ueberschuß der Wärme zu erklären, den die aus der Erwärmung des Bluts bei dem Durchgange durch Lunge und Herz berechnete Wärme über die aus der Verbrennung hergeleitete liefert, wohl aber reicht sie vollkommen hin, um das von Despretz gefundene Deficit zu decken, welches bei den in dem Calorimeter befindlichen Thieren sich herausstellt, wenn man von der abgegebenen Wärme die aus den Verbrennungsproducten berechnete abzieht. Despretz hatte beobachtet, daß bei den fleischfressenden Thieren das Deficit größer ist als bei den pflanzenfressenden, und bei den Vögeln noch größer als bei jenen. Da wir nun kein anderes Mittel kennen, durch welches diese Verschiedenheit erklärt werden könnte, als gerade die Herzthätigkeit, so ist es sehr erfreulich, zu sehen, daß, so unvollkommen auch bei den Thieren die Bestimmungen derselben sind, sie doch ganz der Erwartung entsprechen.

Die Zusammenziehungen des Herzens müssen auch noch in den Arterien die Erzeugung von Wärme auf mechanischem Wege befördern, denn das durch den Herzstoß fortgetriebene Blut reibt sich fortwährend an den Wandungen der Gefäße, und diese werden mit jedem Pulsschlag in der Länge und in der Breite ausgedehnt. Aus der Reibung des Bluts leiteten die alten Jatromathematiker die Wärme dieser Flüssigkeit ab, aber sie wußten noch nicht, daß dieselbe nur eine sehr geringe sein kann, weil in den kleinen Arterien der Herzdruck noch wenig abgenommen hat, und daß somit die Reibungswärme des Bluts nur sehr unbeträchtlich sein muß. — Auf die Ausdehnung der Arterien haben neuere englische Schriftsteller großen Werth gelegt. Dehnt man einen Streifen Kautschuck mehrmals hinter einander aus, so wird dasselbe durch die dabei stattfindende Reibung der einzelnen Theilchen erwärmt, und ebenso verhält sich, nach J. M. Winn und nach W. Winter, eine Arterie bei dem Versuch. In einer Röhre von Kautschuck oder in einer Arterie, die abwechselnd durch einen Stoß auf das in ihr enthaltene Wasser ausgedehnt wurde, erwärmte sich dieses um 4—5° F. binnen einer Minute. Von der Ausdehnung, welche eine dünne Röhre von Kautschuck oder eine der Contractilität beraubte Arterie erleidet, ist aber die, welche im lebenden Körper durch den Herzstoß hervorgebracht wird, dem Grade nach außerordentlich verschieden, und die in jenen Versuchen erhaltene Wärme kann durchaus nicht als Maß für diejenige dienen, welche in den Arterien bei dem Kreislauf erzeugt wird.

2) Bei Prüfung der Frage, ob in der Lunge der Austausch der Gase zwischen der eingeathmeten Luft und dem Blute eine Quelle der thierischen Wärme abgebe, muß man diejenigen Verhältnisse ausschließen, welche jede Verbrennung begleiten und deren Einfluß eingeht in diejenige Wärme, welche als Verbrennungswärme bezeichnet wird. Namentlich gilt dies von dem Unterschiede in der specifischen Wärme zwischen dem Sauerstoff, Wasserstoff und Kohlenstoff einerseits und dem Producte der Oxydation andrerseits; denn gerade dieser Unterschied war es, aus dem man anfänglich irrthümlicher Weise alle Verbrennungswärme erklärte. Die bloße Substituirung eines in einer Flüssigkeit diffundirten Gases durch ein anderes von gleichem Volumen verändert, wenn beide Gase gleiche Wärme besitzen, die Temperatur der Flüssigkeit nicht, mögen beide Gase auch noch so verschieden in der Wärmecapacität sein.

Digitized by Google

falls durch den Wechsel die specifische Wärme der Flüssigkeit eine Veränderung erfährt, so kann eine solche erst bei Entziehung oder Mittheilung von Wärme bemerkbar werden. Verminderte sich etwa die specifische Wärme des Bluts durch die Aufnahme von Sauerstoffgas und Abgabe von Kohlensäure, so würde bei der Erwärmung des Arterienbluts weniger Wärme nöthig sein, um eine gewisse Erhöhung der Temperatur zu bewirken, als das venöse Blut abgiebt, wenn es um dieselben Wärmegrade sich abkühlt. Nun haben allerdings die beiden Gasarten verschiedene specifische Wärme für gleiche Gewichte, und sowohl nach de la Roche und Berard als nach Dulong ist dieselbe bei dem Sauerstoffe größer als bei der Kohlensäure, allein die Gewichtsmenge des Sauerstoffs, welche in das Blut eintritt, ist geringer als die der ausgeschiedenen Kohlensäure, denn 740 Grm. O werden ungefähr in 24 Stunden von dem Menschen eingeathmet und 880 Grm. CO^2 dafür ausgeschieden. Multiplicirt man diese Zahlen mit der entsprechenden specifischen Wärme, so erhält man einen so geringen Verlust an Wärme, daß derselbe gar nicht beachtenswerth ist.

Die Veränderung der Wärme, welche durch Verdichtung des eingeathmeten Sauerstoffs im Körper und durch Mittheilung von Kohlensäure an die atmosphärische Luft bewirkt wird, gehört zwar zu der schon oben berechneten Verbrennungswärme, da aber im thierischen Körper die Aufnahme und Abgabe der beiden Gase nicht am Orte der Verbrennung stattfinden, wie es bei der raschen Verbrennung einer brennbaren Flüssigkeit in dem Calorimeter der Fall ist, so müßten wir, um den Antheil der Lunge an der Bildung der Wärme zu bestimmen, von der Wärme, welche durch die chemische Verbindung des Sauerstoffs mit den Bestandtheilen des Bluts erzeugt wird, diejenigen Veränderungen der Wärme trennen, welche die genannten, mit der Verbrennung verbundenen, den Zustand der beiden Gase betreffenden physikalischen Vorgänge begleiten. Es fehlen nun aber die Mittel, um dieser Anforderung genügend zu entsprechen. Die Ansichten über den Zustand der in einer Flüssigkeit befindlichen Gase sind so hypothetisch, daß mit Hülfe der Theorie sich nicht einmal mit Bestimmtheit entscheiden läßt, ob der Eintritt oder der Austritt eines Gases Wärme erzeugt; viel weniger also, wie sich die verschiedenen Gase bei gleichem Gewicht und gleichem Volumen zu einander in dieser Beziehung verhalten. Es ist die gewöhnliche Hypothese, daß ein Gas entweder wie ein fester Körper von der Flüssigkeit gelöst wird oder sich nur zwischen die Poren der Flüssigkeit lagert, und zwar in einer um so größeren Menge, als die Flüssigkeit mehr Poren hat. In letzterem Falle behält das Gas dieselbe Dichtigkeit wie früher, und es kann daher weder bei seinem Eintritt in die Flüssigkeit, noch bei seinem Austritt aus derselben eine Veränderung der Wärme entstehen; anders aber verhält sich die Sache, wenn bei der Lösung das Gas seinen Aggregationszustand verändert. Es wird nun von Berzelius und anderen Physikern die Absorption von Sauerstoff und von Kohlensäure bloß als eine Diffusion und nicht als eine Lösung betrachtet, weil sich beide Gase wieder durch andere verdrängen lassen und nicht in einer Menge aufgenommen werden, die das Volumen der Flüssigkeit übertrifft. Es steht indessen in Betreff der Kohlensäure dieser Ansicht schon die Beobachtung von Henry entgegen, nach welcher durch Absorption dieses Gases die Wärme des Wassers sich um $^1/_2{}^0$ C. erhöhte, woraus folgt, daß entweder die Kohlensäure sich im Wasser löset oder daß auch die bloße Diffusion eines Gases in einer Flüssigkeit Wärme erzeugt. Wie sich die Wärme des Wassers bei der Absorption des Sauerstoffs verhält, blieb unbekannt. Daß das Blut dabei

Digitized by

sich erwärmt, war zwar schon früher, z. B. von Brandis, behauptet worden; doch fehlte der genaue Nachweis dieser Behauptung. Ob nun es bei dem Blute im Vergleich mit dem Wasser einen Unterschied macht, daß dasselbe unter dem Druck des Herzens steht, und also auch das absorbirte Gas einem größeren Druck, als es in der Luft ausgesetzt ist, unterliegt, müssen wir dahingestellt sein lassen; wäre dem so, so würde doch die dadurch entstandene Wärme höchst gering sein, weil durch Compression der Luft nur eine sehr geringe Wärme hervorgebracht werden kann. Gegen die Annahme eines gleichen Zustandes der Gase im Blute wie im Wasser ließe sich bemerken, daß das Blut, obgleich es als eine wässerige Lösung fester Stoffe weniger geeignet sein müßte zur Aufnahme von Gasen, doch mehr zu absorbiren vermag als das Wasser, und daß also, zumal da in den Versuchen die Absorptionsfähigkeit des Bluts sich steigert mit der Menge seiner Blutkörperchen, durch diese die Gase gerade wie durch Kohlenpulver und andere Körper verdichtet werden müssen. Daraus würde dann folgen, daß bei dem Eintritt der Gase in das Blut Wärme frei werden müsse. In wiefern sich mit jener Ansicht die Verdrängung des einen Gases durch ein anderes, wie dies doch beim Blute bis auf einen kleinen Rest möglich ist, verträgt, läßt sich nicht entscheiden, weil keine Gesetze hierüber festgestellt sind. Ist also die Theorie nicht im Stande, darüber Aufschluß mit Bestimmtheit zu geben, wie sich die Wärme bei der Aufnahme von Sauerstoff- oder Kohlensäuregas durch das Blut verhalte, so können nur Versuche darüber Auskunft geben. In Betreff der möglichen Bildung von Wärme durch die Aufnahme von Sauerstoff müßte aber zuerst mit der größten Schärfe bewiesen sein, daß dabei keine Oxydation stattfindet. Magnus hat zwar dargethan, daß sich aller absorbirte Sauerstoff aus dem Blute wieder durch Kohlensäure verdrängen lasse; allein daß die verdrängte Menge vollkommen der aufgenommenen entspreche, hat er, wie schon Mulder bemerkt, nicht erwiesen; und Marchand hat zwar dargethan, daß bei niedriger Temperatur das durch das geschlagene und von dem Kohlensäuregas vorher befreite Blut streichende Sauerstoffgas keine Kohlensäure aufnimmt; allein daß nicht vielleicht bei der niedrigen Temperatur sich andere Verbindungen als die Kohlensäure und namentlich Wasser sich bilden, und daß auch bei dem Schütteln des Bluts mit Sauerstoffgas und ferner bei höherer Temperatur ein gleiches Verhalten zu erwarten sei, ist damit nicht gesagt. Je mehr die Bedingungen des Versuchs denen sich annähern, welche im Leben die Aufnahme des Sauerstoffs begleiten, desto eher wird auch dort eine Oxydation erfolgen. — Sehen wir auch von der durch die etwa eintretende Oxydationswärme bedingte Täuschung in dem Versuche ab, so kann doch in dem Falle, daß die Entwickelung von Wärme eine sehr unbeträchtliche ist, das Resultat wegen der Leichtigkeit, mit welcher hierbei Fehler vorkommen können, nur ein wenig sicheres sein. Aus den bisher angestellten Versuchen von J. Davy, Marchand und mir scheint nun zu folgen, daß sowohl die Absorption von Sauerstoff, als auch die von Kohlensäure, im Blute Wärme erzeugt, und zwar mehr als bei gleicher Behandlung des Wassers; welches der beiden Gase aber bei gleichem Volumen oder bei gleichem Gewichte dies in einem höheren Grade vermag, ist bis jetzt unbekannt geblieben, so daß eine Anwendung dieser Beobachtungen auf die Lehre von der Wärme noch gar nicht möglich ist. Wäre die Wärme für gleiche Raumtheile bei beiden Gasen gleich, so fiele, da der diffundirte Sauerstoff nicht wieder gasförmig ausgeschieden und also keine Kälte erzeugt wird, der Vortheil für das Haargefäßsystem aus, wenn hier der Entstehungsort der Kohlensäure

Digitized by Google

wäre. In der Lunge würde nur dann eine gewisse geringe Quelle der Wärme zu suchen sein, wenn die Absorption eines Volumens Sauerstoff mehr Wärme frei macht als die Verflüchtigung von gleich viel Kohlensäure bindet. Die nähere Betrachtung der Versuche von Marchand läßt vermuthen, daß dies wirklich sich so verhält. Auf jeden Fall ist aber die auf diese Weise frei werdende Wärme eine höchst unbeträchtliche.

Crawford hatte aus dem Unterschiede der beiden Blutarten in Hinsicht ihrer Wärmecapacität eine Temperaturerhöhung zu erklären gesucht. Da seiner Angabe nach das Arterienblut eine größere specifische Wärme als das Venenblut besitzt, so müßte also bei dem Uebergang des ersteren in letzteres Wärme frei, in dem entgegengesetzten Falle aber gebunden werden. J. Davy zeigte, aber durch freilich nur rohe Versuche, die in ihren Resultaten bei Anwendung der zwei verschiedenen Methoden der Bestimmung der Wärmecapacität nicht unter sich übereinstimmten, daß kein derartiger Unterschied zwischen beiden Blutarten existire. Es würde sich ein solcher auch gar nicht aus der Verschiedenheit der im Blute diffundirten Gase, wie vorher bemerkt worden ist, erklären lassen, und mit Recht vermuthete schon Davy, daß ein sich zeigender Unterschied wahrscheinlich nur durch die Verschiedenheit im Wassergehalt bedingt sei. Diese findet sich zwischen dem Blute der Venen und Arterien des großen Kreislaufes vor, da in dem allgemeinen Haargefäßsystem das Blut Wasser durch die Bildung von Secreten und von Lymphe verliert. Zwischen dem Blute der beiden Lungengefäße müßte er gerade entgegengesetzter Art sein, wenn er, da im Verhältniß zur Größe des Blutreichthums der Lunge die Abgabe von Wasser nur höchst gering ist, hier überhaupt bemerkbar wird. — Auch aus der veränderten Dichtigkeit des Blutes bei dem Uebergang der einen Blutart in die andere, welche Autenrieth und Andere aus der irrthümlich angenommenen Verschiedenheit der Capacität der beiden Herzhöhlen zu folgern sich genöthigt glaubten, hat man die Bildung von Wärme hergeleitet. Es ist aber nicht einzusehen, wie eine nicht vom Wassergehalt abhängige Veränderung der Dichtigkeit anders als durch den Druck des Herzens und durch die Verschiedenheit der Wärme zu Stande kommt. In der Lunge selbst kann keine Verdichtung des Blutes geschehen.

Bestätigt sich die Angabe Fr. Nasse's, daß die Mischung des arteriellen, nicht aber die des venösen Blutes mit einer kohlenstoffreichen, namentlich fetthaltigen Flüssigkeit Wärme giebt, so wäre dann die Aufgabe zu bestimmen, wie die Entstehung der Wärme zu erklären sei, ob durch Oxydation oder durch Diffusion, gegen welche beide Erklärungsweisen wichtige Gründe sprechen. Die Ursachen, wodurch andere Flüssigkeiten bei ihrer Mischung Wärme erzeugen, lassen sich in jenen Versuchen nicht auffinden; es trat bei ihnen weder eine Hydratbildung ein (wie bei Mischung des Wassers mit Alkohol oder Schwefelsäure), noch eine Zersetzung von Salzen.

3) Außer der Verbrennung und der beiden so eben betrachteten in dem Herzen und in der Lunge stattfindenden Vorgängen hat man fast alle übrigen in den anderen Theilen des Körpers vorkommenden dazu benutzt, um die Entstehung der thierischen Wärme zum Theil oder gänzlich aus ihnen zu erklären, oft freilich ohne sich recht klar zu machen, wie dieselbe überhaupt dabei nur möglich sei.

a) Eine unbestreitbare Wärmequelle liegt in der Muskelthätigkeit, deren Werth man in früheren Zeiten, als die thierische Wärme einzig aus der Reibung hergeleitet wurde, sehr zu überschätzen pflegte. So nahe es

Digitized by Google

es auch zu liegen scheint, diejenige Wärmezunahme, welche wir in unserem ganzen Körper, besonders aber in unseren Gliedmaßen nach einer starken Bewegung, zumal bei großer Kälte fühlen, und welche auch mit Hülfe des Thermometers nachgewiesen werden kann, wie dies unter Anderen schon von J. Davy und von Gierse geschehen ist, als Folge der Reibung der Muskeln unter sich und mit den übrigen festen Theilen anzusehen, so erlaubt die Unvollständigkeit der Thatsachen noch keineswegs diesen Schluß; denn erstens ist es nicht erwiesen, daß die bloß in den äußeren Theilen empfundene und gemessene Wärmezunahme nicht durch einen lebhafteren Durchfluß des arteriellen Blutes hervorgebracht werde, und zweitens bliebe es, wenn sie auch in inneren Theilen stattfinde, immer noch unentschieden, ob sie nicht der die Muskelbewegung begleitenden Steigerung des Athmens ihre Entstehung verdanke. Wenn man gewahr wird, wie die Wärme bei der Bewegung sich meist ganz sichtlich nach dem Athmen richtet, wie z. B. ein angestrengtes die Aufnahme von Sauerstoff beschränkendes Laufen die Wärme nicht sehr vermehrt, nach starker Bewegung aber zugleich verstärktes Athmen und Erhöhung der Wärme noch längere Zeit anhalten, wie bei den Vögeln verhältnißmäßig mehr als bei den Säugethieren durch eine Bewegung die Wärme, zugleich aber auch das Athmenholen erhöht wird, und wie nur bei denjenigen kaltblütigen Thieren, die außer durch Kraft und Lebhaftigkeit der Bewegung auch durch eine mit derselben verstärktes Athmen sich auszeichnen, nämlich nur bei den Insekten, nicht aber bei den Amphibien und Weichthieren, eine Steigerung der Wärme sich einstellt, die bei den größeren Schmetterlingen sogar ohne künstliche Vorrichtung bemerkbar wird, und wenn man ferner beobachtet, daß in manchen heftigen Krämpfen, bei der Blausucht (nach Tupper und Fr. Nasse) und bei dem Veitstanz (nach Roger) ungeachtet einer hohen Beschleunigung des Herzschlages sich doch nicht die Wärme vermehrt, so steigert sich der Verdacht immer mehr, daß die Muskelthätigkeit für sich allein nicht viel Wärme erzeugen könne. Auch selbst die an dem Deltamuskel eines Mannes vermittelst eingesenkter thermoelektrischer Nadeln angestellten Versuche von Breschet und Becquerel sind, obgleich sie unstreitig schon einen höheren Werth haben als Wärmemessungen der Haut, hier noch keineswegs entscheidend. Durch einmalige Contraction des genannten Muskels stieg die Wärme um 0,1 — 0°,2 C., durch mehrmalige Wiederholung derselben um einen halben, und durch fünf Minuten andauerndes Sägen um einen ganzen Grad. Wie sich die Wärme des übrigen Körpers, namentlich der Muskeln des nicht bewegten Armes, während der Zeit verhielt, wurde nicht ermittelt; es ist indessen nicht möglich, daß die einmalige Erhebung des Armes durch Beschleunigung des Athmenholens und des Herzschlages jenen Erfolg gehabt habe, sondern dieser kann nur von einer örtlichen Ursache herbeigeführt sein. Daß diese nun aber die Muskelthätigkeit unmittelbar gewesen sei, ist keineswegs erwiesen, die größere Anhäufung des Blutes durch Compression der kleineren Gefäße und selbst auch die durch den Druck auf die Blutgefäße verstärkte Oxydation müßten denn zuvor als wirkungslos dargethan sein. Einige fernere Angaben über die örtliche Zunahme von Wärme durch Muskelthätigkeit sind noch von geringerem Gewicht. Die ganz ungemein große von Granville beobachtete Entwickelung von Wärme in der Gebärmutter während des Geburtsactes, die nach dem Grade der Anstrengung dieses contractilen Organs sich richten soll, würde, wenn auch die Höhe der angegebenen Wärmegrade nicht eine Täuschung anzeigte, doch nichts beweisen für die Entstehung aus Muskelthätig-

Digitized by Google

keit, da Athmen und Herzschlag gleichzeitig sehr gesteigert gewesen sein müssen. Daß, wie Gierse bei Hunden gefunden hat, die Haut eines Schenkels, dessen Muskeln angespannt sind, merklich wärmer ist als die des anderen erschlafften Schenkels, läßt sich auf die vermehrte Blutcirculation in der Haut zurückführen, welche die Folge der gestörten Blutbewegung in den Muskeln ist. — Der Weg, welchen Buntzen zuerst eingeschlagen hat, um den Einfluß, den die Blutzufuhr bei der Zusammenziehung der Muskeln auf die Wärme derselben haben kann, zu entfernen, indem er an den Schenkelmuskeln frisch getödteter Kühe und Lämmer experimentirte, ist viel eher geeignet, die Wirkung der Muskelthätigkeit getrennt von der der Blutzufuhr zu beweisen. An diese Versuche, welche keine unbeträchtliche Erhöhung der Wärme zeigten, reihet sich zunächst einer von Matteucci an. In einem des Blutzuflusses beraubten Hinterschenkel eines Kaninchen stieg bei der Muskelzusammenziehung erregenden Durchleitung eines elektrischen Stromes die Wärme um 1° C. Weil jedoch die Elektricität, nach Earle, die Wärme vermehren soll, so ist diese Versuchsart nicht sicher. Helmholtz bediente sich bei seinen Versuchen der Frösche, in deren Muskeln mit einem sehr feinen Galvanometer verbundene thermoelektrische Nadeln eingeführt waren. Die Frösche passen deshalb ganz vorzüglich zu diesem Zwecke, weil ihre Eigenwärme so unbeträchtlich ist, und ihre sich schon auf sehr geringen Reiz offenbarende Muskelreizbarkeit sehr lange nach dem Tode noch andauert. Die Contractionen erregte Helmholtz von dem Rückenmarke aus durch einen Inductionsapparat, nachdem er sich überzeugt hatte, daß der elektrische Strom nicht durch die thermoelektrische Säule hindurch auf die Magnetnadel wirkte. Bei einem äußerst sorgfältigen Verfahren gab eine Contraction der Schenkelmuskeln einen Ausschlag der Magnetnadel, welcher 0°,14—0°,18 C. Wärme entsprach. Welchen Antheil an dieser Wärme außer der Reibung der Muskelfasern (Verdichtung derselben findet bekanntlich nicht statt) die im Augenblick der Contraction vermehrte Oxydation vielleicht habe, wäre nun noch zu untersuchen. Auch darf man hier wohl an die Möglichkeit eines Zusammenhangs zwischen der Entstehung der Wärme aus Muskelthätigkeit und den elektrischen Strömungen in diesem Gewebe erinnern.

b) Es ist mehrfach behauptet worden, daß der Uebergang der flüssigen Bestandtheile des Bluts in den festen Zustand bei der Bildung der Organe Wärme frei machen müsse, und namentlich ist dabei Bezug genommen auf die Entwickelung von Wärme bei der Gerinnung des Blutes, wie Fourcroy, Gordon (in Verbindung mit Thomson), C. Mayer, Scudamore und später A. Thomson solche beobachtet haben wollten. Wiewohl nun J. Hunter, J. Davy zu wiederholten Malen, Schröder, v. d. Kolk, Thakrah, Prater und Denis zum Theil durch zahlreiche und genaue Beobachtungsreihen nachwiesen, daß keine Entwickelung von Wärme während der Gerinnung des Blutes wahrzunehmen sei, so ist doch in der neuesten Zeit von Brinsley Nicholson wiederum angegeben, daß bei der Gerinnung die Abkühlung des Blutes etwas aufgehalten werde, indem ein nothwendiger Zusammenhang zwischen der Entwickelung von Wärme und der freiwilligen Gerinnung existire, gerade so wie auch das Eiweiß bei seiner Gerinnung auf dem Feuer Wärme bilde, die viel größer sei als die bei der Gerinnung durch Salpetersäure entstehende. Außer durch Versuchsreihen, in welchen Nicholson die Wärmeabnahme des spontan gerinnenden Blutes beobachtete, suchte er auch durch Vergleichung der Wärme des normal gerinnenden Blutes und des mit Kalilösung versetzten, so wie des in Zink- und

Digitized by Google

Kupfergefäße gegossenen zu verschiedenen Zeiten coagulirenden Blutes die von ihm vertheidigte Thatsache zu beweisen. Indessen hat er nicht auf alle diejenigen Umstände Rücksicht genommen, welche bei Versuchen dieser Art zu beachten sind, und namentlich hat er ganz übersehen, daß, wenn Eiweiß über dem Feuer oder warmes Blut an der Luft gerinnt, mit dem Festwerden der Flüssigkeit auch die Abgabe von Wärme sich vermindern muß, weil die Verdampfung abnimmt, da die Strömung der Partikelchen beschränkt wird. Das über dem Feuer gerinnende Eiweiß verhält sich dann nicht mehr wie Wasser, sondern wie ein fester Körper und muß mehr Wärme festzuhalten im Stande sein, seine Wärme steigt daher und das geronnene Blut muß sich langsamer abkühlen als ein flüssiges. Die Wärmemenge, welche durch Gerinnung von 2 — 3 p. m. Faserstoff im Blute frei wird, kann nur höchst unbeträchtlich sein und ist auf dem Wege, den man bisher zu ihrer Messung eingeschlagen hat, schwerlich wahrnehmbar. In dem Körper aber gerinnt von dem flüssigen Faserstoff nur ein kaum meßbarer Theil in einer Minute, denn er wird in die stickstoffhaltigen Excretionsstoffe des Harns zersetzt, ohne vorher zu gerinnen, und der Stoffwechsel in den Muskeln ist nur sehr gering. Mag er auch noch so groß sein in einem erwachsenen Körper, so wird die dadurch frei gewordene Wärme wieder dadurch gebunden, daß das festgewordene wieder gelöst wird. Nur bei dem Wachsen des Körpers überwiegt der Ansatz die Auflösung, aber die Gewichtszunahme ist zu unmerklich, um eine nur irgend bemerkbare Wärmeentwickelung hervorbringen zu können. — Um zu zeigen, daß die Ansicht, die Wärme erzeuge sich zum Theil durch das Bilden fester Theile, nicht ganz aufgegeben ist, erwähne ich noch, daß Valentin an die Möglichkeit erinnert, die Wärme in einem klopfenden Abscess sei die Folge der Bildung von Exsudat- und Eiterkörperchen, und nach Injection einer Eiweißlösung in das Blut entstehe durch Vermehrung des Ansatzes nach 24 Stunden eine Erhöhung der Wärme ohne gleichzeitiges Fieber.

c) Paris glaubte, die Bildung der thierischen Wärme lasse sich theils aus der Verschiedenheit der Wärmecapacität der beiden Blutarten, die Crawford angenommen hatte, und von der oben schon die Rede gewesen ist, theils aus der geringeren specifischen Wärme der Secrete im Vergleich mit dem Blute erklären. Er stellte zwei Versuche mit Urin und Galle an, welche eine sehr geringe Wärmecapacität dieser Flüssigkeit ergaben; indessen, wenn wir von der Bestimmung der specifischen Wärme des Blutes von J. Davy ausgehen und damit die Angaben der specifischen Wärme der Milch, nach Crawford, Dalton und Fr. Nasse, des Urins und der Galle nach letzterem Beobachter vergleichen, so finden wir fast gar keinen Unterschied. Zeigen spätere genauere Untersuchungen, daß dennoch constante Unterschiede vorhanden sind, so werden höchst wahrscheinlich dieselben so klein sein, daß sie fast gar keinen Einfluß auf die Wärmeerzeugung haben. Und will man dann die etwa gefundenen in Rechnung bringen, so muß man erst die Wärmecapacität der Nahrungsmittel und Getränke berechnen, um nachweisen zu können, daß jene für die gesammte Wärme des Körpers von einigem Werthe sind.

d) Als unabhängig von der Oxydation wird oft die Umwandlung und der Stoffwechsel der Gewebe, die Wechselwirkung der Organe, namentlich der Blutkörperchen unter sich und mit den Elementartheilen der Gebilde als eine fernere Quelle der Wärme angegeben. Es fragt sich, was darunter zu verstehen sei. Die organischen und zum Theil auch die unorganischen Stoffe, welche sich in den Secreten finden, entstehen durch Verbindung der

Digitized by Google

in das Blut übergegangenen Bestandtheile der Nahrungsmittel mit Sauerstoff; alle bei den Umwandlungen, welche diese Stoffe erleiden, sei es in dem Darmkanal, sei es im Blute, sei es in den Organen, in deren Bildung sie für einige Zeit eingehen, erzeugte Wärme ist sammt und sonders schon in der berechneten Verbrennungswärme des Körpers eingeschlossen. Ob sich auch Wärme bilde durch diejenige Umwandlung der Stoffe, die nicht durch den aufgenommenen atmosphärischen Sauerstoff bewirkt wird, sondern durch Abgabe von verbrennbaren Bestandtheilen in Verbindung mit demjenigen Sauerstoff, welcher einen Bestandtheil jener Stoffe ausmacht, namentlich die Ausscheidung von Wasser bei der Umwandlung des Stärkemehls in Fett, ist schon oben besprochen worden. — Die Verdrängung der Kohlensäure aus den aufgenommenen Salzen durch eine im Körper gebildete Säure ist zwar auch mit Entwickelung von Wärme verbunden, aber kann doch nur eine so geringe sein, daß deren Größe im Vergleich zu der übrigen Bildung von Wärme ganz verschwindet. — Daß in dem Magen Wärme während der Verdauung frei wird, dafür sprechen, obgleich Rigby, J. Hunter, Hermbstädt und Sömmerring die Entstehung von Wärme im Magen behaupteten, weder meine an Hunden angestellten Messungen, noch die von Beaumont den mit einer Magenfistel behafteten St. Martin betreffenden. Als Mittel erhält man aus den Messungen Beaumont's für den leeren Magen 30°,311, und für den verdauenden 30°,368 R. — Es ist also keineswegs wahrscheinlich, daß außer der Oxydationswärme noch einigermaßen beträchtliche Wärmemengen durch den Umsatz bei deren Stoffwechsel sich entwickeln; dagegen darf eine andere Quelle der Wärme nicht vergessen werden, die aus den physikalischen Verhältnissen, welche dem Stoffwechsel angehören, entspringt. Pouillet und später Regnault haben gefunden, daß Befeuchtung trockener Körper viel Wärme erzeugen kann, und daß diese größer ist bei den organischen Körpern als bei den unorganischen. Wenn nun die Imbibition Wärme hervorbringt, so werden auch die endosmotischen und exosmotischen Strömungen, welche fortwährend in allen Häuten, in allen Organtheilen des Körpers stattfinden, von Bildung von Wärme begleitet sein. Viel kann jedoch diese Wärme nicht betragen, denn sonst würde sie auch bei den Pflanzen und in todten Körpern, in denen sie noch fortdauert, bemerkbar sein. Wird es auch durch den Versuch erwiesen, daß mit dem Austausch von Flüssigkeiten durch thierische Häute Entwickelung von einiger Wärme verbunden ist, so wird es doch stets unmöglich sein, anzugeben, wie groß die Summe der im Körper auf diese Weise gebildeten Wärme sei, da sich die Größe des Austausches in demselben nicht berechnen läßt.

e) Die elektrischen Strömungen im thierischen Körper, deren Existenz jetzt keinem Zweifel mehr unterworfen ist, sind nur äußerst schwach und gewiß nicht im Stande, weder bei der Aufhebung der elektrischen Gegensätze noch durch den Widerstand in der Leitung Wärmemengen zu erzeugen, die in Rechnung gebracht werden können. Da die Frösche stärkere Strömungen zeigen als die warmblütigen Thiere, und die Nerven der Sitz starker Strömungen sind, so müßte in den Froschnerven bei der Untersuchung am ehesten Wärme zu entdecken sein, was aber, wie gleich noch näher erörtert wird, nicht der Fall ist. Auch zeigen nicht einmal die elektrischen Fische die Wirkung der thierischen Elektricität auf Entstehung von Wärme.

Was nun außerdem unter der von manchen Schriftstellern als Ursache der thierischen Wärme betrachteten Wechselwirkung polarer Gegensätze und unter der Wirkung polarer Spannungen zu verstehen sei, ist nicht recht klar. Wie

Digitized by Google

aus dem Gegensatz fester und flüssiger Stoffe ein Körper außer auf dem schon vorher angegebenen Wege sich Wärme erzeugen solle, haben uns noch diejenigen Physiologen zu zeigen, welche dieser Wärmequelle gedenken.

f) Nicht bloß zu einer Zeit, wo die richtige Einsicht in das Wesen des Athmens noch nicht gewonnen war, gab es Physiologen in England und Deutschland, wie z. B. dort Musgrave, Elliot, hier Röderer, Wrisberg, Blumenbach, besonders Roose, welche die Entstehung der thierischen Wärme aus der Thätigkeit des Nervensystems herleiteten, sondern auch in späterer Zeit fanden sich in Folge des bedeutenden Stoßes, den die Verbrennungstheorie der Wärme durch die Versuche von Brodie erlitten hatte, Schriftsteller, welche in der Ueberzeugung, daß die Bildung von Kohlensäure und Wasser nicht zur Erklärung thierischer Wärme hinreiche, entweder annahmen, daß es außer der Verbrennung noch Wärmequellen im Körper gebe, die von der Thätigkeit des Nervensystems abhängig seien, oder welche die Nerventhätigkeit selbst als eine unmittelbare, mitunter sogar als einzige Quelle der Wärme ansahen. Die Art und Weise, auf welche ein unmittelbarer Einfluß des Nervensystems auf die Wärme stattfinden könne, mußte als eine höchst räthselhafte, unerforschbare angesehen werden. Denn mit der Annahme einer sonnenhaften Wirkung der Centralmasse des Nervensystems auf das um dieselbe kreisende Blut, von der ein neuerer geistreicher Physiologe redet, läßt sich schwerlich ein klarer Begriff verbinden. Diesem Vergleiche liegt die Thatsache zu Grunde, daß nur an der Stelle, wo die Nerven sich verzweigen, nicht aber in den Nervencentren sich Wärme entwickeln kann, da der Erfahrung zufolge das Gehirn kälter als die Brusteingeweide ist. Auch nicht bei Reizung des Rückenmarkes entsteht, wie die höchst genauen Versuche von Helmholtz gezeigt haben, eine Spur von Wärme in den Nervenstämmen, so daß also auch selbst nicht bei der Zusammenziehung der Muskeln eine Ausströmung von Wärme aus den Nerven stattfinden kann. Ist also nur das peripherische Ende der Nerven der Ort, wo sie Wärme, die sie nicht selbst besitzen, entwickeln können, so würde eine unmittelbare Entstehung der Wärme durch die Nerventhätigkeit einer Contactwirkung gleichen, die, wenn sie nicht mit einer gleichzeitigen chemischen oder physikalischen Veränderung zusammenfiele, einzig in ihre Art, ohne alle Analogie dastände. Die Gegner einer solchen Ansicht glauben, daß man nicht nöthig habe, zu der Annahme eines solchen räthselhaften Vorgangs seine Zuflucht zu nehmen, sondern daß sich der Einfluß des Nervensystems auf die Wärme, so weit er sich auf den ganzen Körper erstreckt, aus der Einwirkung auf das steten von den Nervencentren abhängigen Schwankungen unterworfene Athemholen und auch auf die Herzthätigkeit, und so weit er nur örtlich sich bemerkbar macht, aus der Einwirkung auf das contractile Gewebe, besonders der Gefäße, und durch deren Veränderung auch auf die Vorgänge des Bildens sich erklären lasse. Die Spannung der Arterien, ihr Umfang und somit die Schnelligkeit des Blutstroms hängt in den einzelnen Provinzen des Körpers mehr oder weniger von dem Nervensystem ab, welches auf diese Weise im Stande ist, jedem einzelnen Theile die Menge des Blutes nach dessen jeweiligen Bedürfnissen anzupassen, wonach sich denn auch die Wärme richten muß, sowohl weil die Menge der durch das Blut mitgetheilten, als auch weil ein Theil der erzeugten durch die Stärke der Blutbewegung bestimmt wird. Auch durch die quantitative Veränderung der Absonderungen, deren Stärke nach dem Zustande der Haargefäße und nach der Spannung des contractilen Gewebes der Drüsen eine ver-

Digitized by Google

schiedene ist, besonders durch die der Haut muß das Nervensystem auf die Höhe der Wärme einen Einfluß ausüben. Und außerdem vermag auch noch durch die Bewegung der willkürlichen Muskeln das Nervensystem auf die Wärme örtlich einzuwirken, erstens indem die Muskelcontraction Wärme erzeugt, und zweitens indem sie die Blutbewegung befördert. Wenn nicht diejenigen Vorgänge, von denen die Bildung der Wärme unmittelbar ausgeht, fortwährend von dem Nervensystem regulirt würden, so könnte der Einwurf eines beredten Vertheidigers jenes unbegreiflichen unmittelbaren Einflusses der Nerventhätigkeit auf die Wärme von Bedeutung sein, man lasse sich dadurch täuschen, daß jene Vorgänge ziemlich gleichen Schritt halten mit der Erregung der Nerventhätigkeit, weshalb man ihnen etwas beimesse, was dieser angehöre. — Halten wir an dem Grundsatz fest, den nächsten Grund keines in die Erscheinung fallenden körperlichen Vorgangs in das Nervensystem, sondern in die Organtheile selbst zu verlegen, und alle durch den Einfluß des Nervensystems bewirkten Veränderungen der Functionen, so lange wir im Stande sind, sie aus dem erfahrungsmäßig erwiesenen Einfluß der Nerven auf die contractile Faser herzuleiten, nicht durch eine unbekannte in den Nerven liegende Kraft zu erklären, und zweifeln wir nicht daran, daß Wärme sich bilden muß nach Maßgabe der Stärke des Athemholens und zum Theil auch anderer körperlicher Functionen, und daß die Menge der im Körper zurückgehaltenen Wärme abhängig ist von der Beschaffenheit der Oberfläche des Körpers und der Umgebung, so ist nicht einzusehen, wie die Uebereinstimmung zwischen der Größe der Centralmasse des Nervensystems eines Thiers, besonders der des Gehirns und der Höhe der Eigenwärme, falls sie auch überall erwiesen wäre, einen Beweis abgeben könne, daß letztere direct vom Nervensystem abhänge. Die Uebereinstimmung aber, auf welche zuerst Crawford aufmerksam machte und für welche später Newport weitere Beispiele anführte, kann zwar nicht in Abrede gestellt werden, wenn man bei der Vergleichung die warmblütigen mit den kaltblütigen Thieren zusammenhält; sie wird aber vermißt, sobald die einzelnen Thierklassen, und noch mehr wenn die einzelnen Ordnungen einer Klasse mit einander verglichen werden.

Die wichtigsten Beweise für die directe Abhängigkeit der Wärme vom Nervensystem glaubte man stets durch Beobachtung der Veränderung der Wärme bei Verletzung dieser Organe liefern zu können. Es war zuerst Earle, der durch seine Erfahrungen sich zu dem Schluß berechtigt hielt, daß die Integrität des Nervensystems zur Erzeugung von Wärme durchaus nöthig sei, indem ein jeder Eingriff in jene auch diese beeinträchtige. Es folgten darauf die wichtigen Versuche Brodie's, und mit der Zeit ist die Zahl der hier einschlagenden Erfahrungen und Beobachtungen beträchtlich angewachsen. Man kann dieselben in zwei Gruppen theilen, von denen die erste die Ergebnisse der Messungen bei gelähmten Menschen und bei den durch Verletzung des Rückenmarkes oder der Nerven an einem Körpertheil des Nerveneinflusses beraubten Thieren umfaßt, und die zweite diejenigen betrifft, welche nach Aufhebung oder Beschränkung der Gehirnthätigkeit gewonnen sind. Jene lassen sich in folgende vier Sätze zusammenfassen:

1) Nach einer Trennung alles Zusammenhangs mit dem Rückenmark, wie in meinen Versuchen durch Zerstörung des Lendenmarkes für die hinteren Gliedmaßen, kann sich auf einige Zeit bei gleichzeitig vorhandener Blutanhäufung oder Entzündung die Wärme in den gelähmten Theilen, namentlich an den Enden der Gliedmaßen, beträchtlich vermehren. Ob in allen Fällen einer beobachteten, ohne weitere Veranlassung entstandenen örtlichen Hitze

an den gelähmten Gliedern dieselbe von jener Veränderung begleitet war, vermag ich zwar nicht zu behaupten, mehrfach ist aber eine solche in den Krankheitsfällen bei Menschen, namentlich von Earle, erwähnt worden, und ich selbst habe ein sehr schlagendes Beispiel dieser Art beschrieben. In meinen Versuchen war allerdings durch Anlegung von Wundkanälen die Blutanhäufung hervorgerufen, eine bloße Durchschneidung des Rückenmarkes am ersten Lendenwirbel hatte jedoch bei gleicher örtlicher Verwundung durchaus nicht in Betreff der Wärme denselben Erfolg. Auch bei Menschen neigen diejenigen Lähmungen, in welchen das Gehirn der Sitz der Krankheit ist, nicht zu einer örtlichen Steigerung der Wärme. Wollen wir es hier auch zweifelhaft lassen, ob der mangelnde Einfluß einer Portion des Rückenmarkes oder eine Reizung in der Umgebung der Zerstörung auf die kleinen Blutgefäße und auf die Wärme einwirkt, jedenfalls ist die besprochene Erscheinung abhängig von einer Veränderung im Rückenmark. 2) Auf die Dauer erfolgt in den gelähmten Gliedern eine im Durchschnitt auf ungefähr 1^0 sich belaufende Abnahme der Wärme; nach Durchschneidung der Nerven stellt sie sich oft schon in der ersten Viertelstunde ein, ohne später einer Zunahme Platz zu machen. Sie ist um so größer, je mehr die untersuchten Theile nach außen liegen, vielleicht auch je mehr dieselben Nerven aus den hintern Wurzeln des Rückenmarkes erhalten. Sie beträgt ferner mehr in den vom Rückenmark als in den vom Gehirn aus gelähmten Theilen. 3) Bei Menschen findet sich die Abnahme häufiger und auch stärker in Theilen, in denen die Empfindung aufgehört hat, als in denen die Bewegung leidet. 4) Die durch äußere Einflüsse bedingten Schwankungen der Wärme sind viel größer in gelähmten Theilen als in gesunden. Es ist nur der gestörte Einfluß des Rückenmarkes und nicht der des Gehirns, welcher in den Gliedmaßen diese Wirkung äußert.

Die Ursache der Wärmeabnahme in gelähmten Theilen liegt in der Verminderung der durch dieselben strömenden und in ihnen sich ansammelnden Blutmenge. Die gelähmten Theile fand ich bei Thieren stets um so kälter, je weniger Blut aus ihnen beim Einschnitt ausfloß, je blasser und trockener sie aussahen. Je weiter nach der Oberfläche, desto stärker trat die Blutarmuth hervor. Mit dieser Veränderung ging die Abmagerung gleichen Schritt, und zwar erfolgte sie so schnell nach Zerstörung des Lendenmarkes, daß sie schon nach wenigen Tagen sehr stark auffiel. Um mich zu überzeugen, ob durch Vermehrung der Blutströmung die frühere Wärme sich wieder herstellen lasse, unterband ich bei einem Kaninchen, dessen einer Schenkel in Folge einer älteren Durchschneidung des Schenkel- und Hüftennervens um $^1/_2{}^0$ kälter als der gesunde war, die arteria cruralis der anderen Seite oberhalb ihrer Theilung. Nachdem nun das Entzündungsfieber, welches übrigens bei der Geringfügigkeit der Verletzung nur unbeträchtlich sein konnte, schon vorübergegangen sein mußte, untersuchte ich wieder die Wärme des gelähmten Schenkels und fand die frühere Abnahme der Wärme ausgeglichen. Es ist eine bekannte Thatsache, daß in den lange Zeit hindurch gelähmten Gliedern die Arterien kleiner gefunden werden; in dem Grade nun diese Verengerung sich eingestellt hat, wird höchst wahrscheinlich auch stets die Wärme sich vermindert haben. In der ersten Zeit nach der Zerstörung des Lendenmarkes ist die Verengerung nur in den Arterien der Haut und der oberflächlichen Muskelschichten des Oberschenkels vorhanden, während im Gegentheil in den Füßen, wo sich die Vermehrung der Wärme einstellt, die Arterien beträchtlich an Ausdehnung gewonnen haben. Auch die arteria

Digitized by Google

cruralis war bei den am 6ten bis 8ten Tage nach der Zerstörung des Lendenmarkes gestorbenen Hundes etwas weiter als sonst, wie die Vergleichung der Weite dieser Arterie mit der Aorta an dem Ursprunge bewies. Daß die Erhöhung der Wärme in den durch Zerstörung des Lendenmarkes gelähmten Füßen von der Erweiterung der größeren und kleineren Blutgefäße abhing, daran kann man nicht zweifeln, weil die abnorme Wärme nie ohne diese Veränderung von mir angetroffen wurde.

Der wichtigste aller Beweise für den unmittelbaren Einfluß des Nervensystems und namentlich des Gehirns auf die Entstehung der Wärme gründet sich auf das rasche Erkalten der Thiere nach Aufhebung der Gehirnthätigkeit bei künstlicher Unterhaltung des Athmens durch Einblasen von Luft. Schon Caverhill hatte durch einige Versuche die Einwirkung des Gehirns auf die Wärme nachzuweisen gesucht, jedoch ohne große Beachtung zu finden; desto größere Epoche machten zu einer Zeit, in welcher das Wesen der Verbrennung längst bekannt war, die Versuche von Brodie, deren Ergebniß mit der Lehre von der Entstehung der Wärme aus der Umwandlung des Blutes in vollem Widerspruch stand. Brodie blies nämlich den mit Sicherung der Halsgefäße enthaupteten Kaninchen und Hunden mittelst eines Blasebalgs Luft in die Lungen ein, indem er längere Zeit hindurch das normale Athmen so gut als möglich nachahmte, wodurch er die Herzthätigkeit unterhielt. Obgleich nun das Blut in den Lungen sich röthete und, durch die fortdauernde Herzthätigkeit durch den Körper getrieben, in den Haargefäßen wieder dunkel ward, so sank doch die Wärme im Mastdarm ununterbrochen, und zwar noch schneller als in solchen geköpften Thieren, deren Athmen und Herzthätigkeit nicht unterhalten wurde. Ferner vergiftete er durch Blausäure und Woorara einige Thiere und fand, daß mit dem Aufhören der Empfindung auch die Wärme sank und erst nach Wiederherstellung der Nervenkraft wieder zurückkehrte. Dann endlich brachte er Kaninchen, denen er das Halsmark durchschnitten, und andere, die er mit Woorara oder mit Blausäure vergiftet hatte, in einen abgesperrten Raum, unterhielt das Athmen durch Zuleitung von Luft, die in die Glasglocke wieder aus der Lunge austrat. Er verglich die in einer halben Stunde ausgeschiedene Menge Kohlensäure dann mit derjenigen, welche gleich große unverletzte Kaninchen lieferten, als sie sich ebenso lange unter der abgesperrten Glocke befunden hatten. Die Ausscheidung von Kohlensäure betrug bei diesen so viel, daß das eine Mal auf eine halbe Stunde 25,3, und die beiden anderen Male 82,22 K" Kohlensäure kamen; nicht viel weniger von dieser Luft fand sich in dem Apparate, wenn das Athmen ein künstlich unterhaltenes gewesen, in dem ersten Falle, nämlich 20,24 K" bei einem Kaninchen, dessen Halsmark durchschnitten war, und 25,55 und 27,22 bei zwei mit Woorara vergifteten, 28,27 K" bei einem durch Blausäure seiner Gehirnthätigkeit beraubten Kaninchen. Zu gleicher Zeit beobachtete Brodie die Abnahme der Wärme bei diesen Thieren und stellte eine Vergleichung mit anderen durch jene Mittel getödteten an, die ohne Lufteinblasen in dem abgesperrten Raum erkalteten. Binnen einer halben Stunde hatten sich die Thiere um 6 — 7° F. abgekühlt, und zwar diejenigen, denen Luft eingeblasen war, um ½ — 1° F. mehr als die sogleich gestorbenen. Brodie glaubte somit den Beweis geliefert zu haben, daß trotz der Fortdauer der Bildung von Kohlensäure mit dem Aufhören der Gehirnthätigkeit die Bildung der Wärme aufhöre. Gegen seinen ersten Gegner E. Hale mußte Brodie indessen schon zugeben, daß das Rückenmark noch zu einiger Entwickelung von Wärme hinreiche. Einen

zweiten Angriff gegen den von Brodie geführten Beweis machte Legallois durch Wiederholung der Versuche an jungen Kaninchen und Katzen, die er köpfte. Seiner Erfahrung nach erkalteten diese Thiere weniger rasch, wenn ihnen Luft eingeblasen wurde, als wenn dies nicht geschah; indessen gestand er ein, daß Thiere, die durch Köpfen getödtet sind, rascher erkalten als auf andere Weise des Lebens beraubte. Emmert fand zwar ebenfalls eine Abnahme der Wärme nach Durchschneidung des Halsmarkes ungeachtet des künstlichen Athmens, allein eine viel geringere, als Brodie angegeben hatte (in 74 Min. um 3° R. bei 12½° Wärme der Luft). In Frankreich, wo man nach den Einwürfen, die Legallois gegen Brodie erhoben, mehrere Jahre hindurch die Sache als ganz abgemacht angesehen hatte, griff darauf Chossat diesen Gegenstand wieder auf, und suchte durch Beschreibung einer zahlreichen Reihe von Versuchen, in denen er die Abkühlungszeiten der Thiere nach Verletzung des Nervensystems mit und ohne Aufhebung des Athemholens verglich, nachzuweisen, daß unabhängig von dem Athmen und Kreislauf die Wärme bei Verletzung des Nervensystems sinke, und also die thierische Wärme nicht dem Athmen ihren Ursprung verdanke. Die Größe der Abkühlung war fast ganz dieselbe für die ersten drei Stunden, in welchen die normale Wärme des Thiers bis auf 32° C. sank, ob nach der Durchschneidung des verlängerten Markes der Thiere noch Luft eingeblasen wurde oder nicht. Vergiftung durch Opium und ein das Athmenholen aufhebender Schlag auf den Kopf mit Unterhaltung des Athmens durch Lufteinblasen hatten ganz denselben Erfolg. Die Behauptung Legallois', daß die Beeinträchtigung der nervi vagi bei den Verletzungen des Gehirns oder des verlängerten Markes Blutanhäufungen in den Lungen hervorbringe und auf diese Weise zu dem Sinken der Wärme viel beitrage, widerlegte Chossat durch die Bemerkung, daß die Umwandlung des Blutes noch fortdauere nach jenen Verletzungen, so wie durch den Nachweis, daß die Durchschneidung der genannten Nerven nur ein langsames Sinken der Wärme nach sich ziehe. Aber auch den unmittelbaren Einfluß des Gehirns, welchen Brodie annahm, ließ er nicht gelten, sondern er erklärte die Wirkung der Gehirnverletzung auf die Wärme durch die in Folge des aufgehobenen Gehirneinflusses eingetretene Herabsetzung der Kraft des Rückenmarkes. Und dieses Organ hat seiner Ansicht nach wiederum nur insofern Bedeutung für die Wärmebildung, als aus ihm das Unterleibsgeflecht des sympathischen Nerven mit Nervenfasern versehen wird. Daß aber dieser Theil des Nervensystems die Quelle der thierischen Wärme sei, die also nicht in der Brusthöhle, sondern in der Bauchhöhle ihren Sitz habe, glaubte Chossat durch folgende Versuche beweisen zu können. Nach der Unterbindung der Aorta am Zwerchfell sank die Temperatur der sterbenden Thiere in der Brust- und Bauchhöhle ganz gleichmäßig, war aber in dem Mastdarm stets etwas höher als in der Speiseröhre; und eine Verletzung des Sonnengeflechtes nach Eröffnung der Bauchhöhle hatte bei Hunden ein rasches Sinken der Wärme zur Folge. Daß der Tod, welcher in allen diesen Versuchen binnen wenigen Stunden erfolgte, durch die Kälte, wie Chossat glaubte, herbeigeführt sei, ist etwas unwahrscheinlich, da die Thiere bei ziemlich hoher Wärme (nach der Unterbindung der Aorta bei 28 und 34° C., nach der Verletzung des sympathischen Nerven bei 27,8 und 26° C.) starben. Es wird also wohl die Kälte auf dieselbe Weise eine Wirkung der Verletzung gewesen sein, wie es der Tod selbst war. Die etwas höhere Wärme des Mastdarms im Vergleich mit der Speiseröhre am Halse kann durch die tie-

Digitized by Google

fere Lage des ersteren und durch das Eindringen von Luft in die letztere bedingt gewesen sein. Man kann mit Recht den beschriebenen Versuchen den Vorwurf machen, daß in denselben vielen einflußreichen Punkten nicht die gehörige Aufmerksamkeit zugewandt, die Wärme der umgebenden Luft nur in einigen Versuchen beachtet, als Anfangspunkt der Beobachtung, der zur Vergleichung später diente, ein sehr verschiedener Wärmegrad angenommen (38,9 — 41,5 C.) und in der Berechnung der Abkühlungszeiten auch nicht genau genug verfahren sei.

Die so eben erzählten Versuche Brodie's und Chossat's, zumal die ersteren, sprechen nun, ohne daß man ihre Beweiskraft kritisch beleuchtet, auf den ersten Augenschein so entschieden gegen die Lehre von der Entstehung der Wärme aus der Umwandlung und Verbrennung des Blutes, daß die Ungewißheit sehr leicht begreiflich ist, in welcher die Theorie der thierischen Wärme viele Jahre hindurch gerieth. Selbst nicht durch die Resultate, welche die Versuche Dulong's und Depretz's lieferten, konnte diese Ungewißheit beseitigt werden, da der Widerspruch ungelöst blieb, und man mit demselben Rechte an der Beweiskraft der einen wie der anderen Versuche zu zweifeln befugt schien. Wichen auch die Ergebnisse, welche bei der Wiederholung der Brodie'schen Versuche E. Hale, Legallois und später Gamadge, Hastings, Holland, Flourens so wie Williams erhielten, von denen ihrer Vorgänger alle darin ab, daß bei dem Lufteinblasen die Wärme der Thiere nicht so stark sank, als Brodie angegeben hatte, so war immer doch nicht recht einzusehen, weshalb überhaupt bei fortdauerndem Athmen und Herzschlag die Wärme abnimmt (was bei allen Versuchen wenigstens nach einiger Zeit der Fall war), und wie in Brodie's Versuchen das schnelle Sinken der Wärme sich mit der großen Menge erhaltener Kohlensäure verträgt. Bei der Erklärung dieser Widersprüche müssen wir zuerst bedenken, daß, wenngleich Brodie und Chossat behaupten, sie hätten bei dem künstlichen Athmenholen das normale nachgemacht, sie doch ohne Zweifel mehr Luft einführten, als das Thier bei seinem normalen Einathmen zu thun pflegte. Da ihnen diese Menge Luft gar nicht bekannt war, so entbehrt ihre Angabe alles Beweises, und da Brodie 50mal binnen einer Minute die Luft in der Lunge erneuerte, so hat er schon deshalb, wenn er auch jedesmal nur die normale Menge eingeführt hätte, mehr Luft in einer Minute eingeblasen, als das Thier von selbst eingeathmet haben würde. Durch die in Uebermaß eingeblasene Luft mußte aber das Thier erkalten, weil der Verlust durch die abkühlende Luft die aus der Oxydation entstehende Wärme übertraf. Wollen wir auch die später von Williams bestätigte Erfahrung Legallois', daß lebende unverletzte Thiere durch Lufteinblasen erkalten, nicht als einen Beleg für diese Behauptung anführen, weil durch die Contraction des Zwerchfells, der Stimmritze und der Bronchien der Eintritt der Luft in die Lungenzellen erschwert werden könnte, so beweisen doch die Versuche Philipp Wilson's gerade dasjenige, worauf es hier ankommt, nämlich daß ein häufiges und starkes Lufteinblasen frisch getödteter Thiere rasch erkalten macht, während ein mäßiges diese Wirkung nicht besitzt. Diese Abkühlung wird auch durch eine Beobachtung Coleman's bestätigt, indem derselbe fand, daß nach dem Gebrauch des Blasebalgs das linke Herz der getödteten Thiere kälter war als das rechte. Diejenigen Versuche, in welchen bei starkem künstlichen Luftwechsel in den Lungen die Thiere eben so rasch erkalteten als ohne dies Verfahren, zeigen schon, daß auch nach dem Tode durch den Eintritt von Luft in das Blut noch Wärmebildung un-

Digitized by Google

terhalten wird, und zwar daß so viel sich erzeugt, als an die Luft in der Lunge abgegeben wird; eine noch stärkere Erzeugung von Wärme durch das Lufteinblasen nach dem Tode ist aber von den vorher genannten späteren Physiologen gefunden worden, indem das Erkalten der geköpften Thiere durch dasselbe, wahrscheinlich weil es mit großer Vorsicht geschah, eine Zeit lang verzögert ward. Dem einen derselben, Williams, gelang es sogar, die gesunkene Wärme durch Anwendung dieses Mittels wieder zu steigern, bei einer Henne z. B. binnen 35 Minuten um $^2/_3{}^0$ R., gerade um so viel, als die vor dem Einblasen eingetretene Abnahme betragen hatte. — Das Mittel, durch welches erkannt werden kann, ob dem künstlichen Athmenholen auch die normale Umwandlung des Blutes folgt, besteht in der Untersuchung der Farbe der beiden Blutarten. Nicht bloß wenn das arterielle dunkel ist, sondern auch wenn dies zwar hellroth, aber das venöse nicht dunkel ist, muß die Oxydation mangelhaft sein. Gleiches ist anzunehmen, wenn durch das Lufteinblasen große Veränderungen in der Beschaffenheit der Lungen hervorgebracht werden. In meinen Versuchen, in denen ich nach Aufhebung des Einflusses des Gehirns und des verlängerten Markes das Athmen unterhielt, fand ich immer das arterielle Blut etwas dunkler gefärbt und nach längerer Dauer des Einblasens die Lungen mit Blut überfüllt und stellenweise ecchymotisch, gerade so wie auch von anderen Beobachtern angegeben wird. Nach Legallois soll das Venenblut hellroth aussehen; Brodie und Chossat aber geben bei den meisten Versuchen an, daß der Farbenunterschied der beiden Blutarten der normale gewesen sei. Die Prüfung beschränkte sich jedoch immer nur auf eine einmalige Oeffnung der Gefäße. Allen Zweifel an der Möglichkeit, daß durch das künstliche Athmen das spontane ersetzt werden könne, scheint nun die Untersuchung der aus der Lunge wieder ausgetretenen Luft in den Brodie'schen Versuchen beseitigt zu haben. Der Einwurf, daß die Bestimmung der normalen Ausscheidung deshalb fehlerhaft gewesen sein müsse, weil die Thiere ohne Erneuerung der Luft in einem abgesperrten Raum athmeten, der am Ende des Versuchs 5,5 Proc. Kohlensäure enthielt, verliert dadurch an Gewicht, daß auch die Thiere, deren Athmen künstlich unterhalten wurde, in gleichen Verhältnissen sich befanden. Gegründeter ist dagegen folgender. Die durch das Lufteinblasen aus den Thieren entfernte Kohlensäure ist zwar gewiß zu einem Theil während des halbstündigen Versuches von demselben gebildet worden, zugleich muß aber auch alle diejenige Kohlensäure aus dem Blute ausgeschieden sein, die in demselben überhaupt sich befand, und welche nach dem Aufhören des normalen Athemholens vor dem Anfang des künstlichen sich noch mehr angehäuft haben mußte. Eine längere Fortsetzung des Versuchs wäre jedenfalls nothwendig gewesen, um mit Bestimmtheit zu zeigen, daß die Bildung der Kohlensäure nicht durch das Aufhören des Gehirneinflusses beschränkt werde. Damit die im Blute durch dessen Umwandlung sich entwickelnde Wärme dem ganzen Körper sich mittheilt, ist die Herzthätigkeit nöthig, deren directer Einfluß außerdem auf die Erzeugung von Wärme nicht geläugnet werden kann; daß aber das Herz während des Versuchs, wenn es auch häufiger als im normalen Zustande klopfte, wie die Beobachter fanden, das Blut mit der normalen Kraft umgetrieben habe, ist durchaus nicht bewiesen. Emmert sah in seinen Versuchen das Blut mit geringerer Kraft aus den Arterien spritzen, und ich habe bei Thieren, denen nach heftigen Schlägen auf den Hinterkopf so wie nach Vergiftung mit Blausäure, Luft eingeblasen wurde, statt des früheren mittleren Blutdruckes von 144^{mm} 10 Minuten nach der Lähmung

Digitized by Google

der Gehirnthätigkeit nur einen Druck von 104^{mm}, nach 20 Minuten von 95^{mm} und nach 35 Minuten von 53^{mm} gefunden. Mit dieser Schwächung der Herzkraft stand gewiß die von mir beobachtete Abnahme der Wärme im Mastdarm um 0°,4 R., um 1°,8 und um 2°,8 am Ende des Versuches in einem Zusammenhange. — Endlich ist auch der Blutverlust bei den meisten Versuchen in Anschlag zu bringen, durch welchen die Wärmebildung vermindert werden mußte. Brodie hat allerdings bei dem Köpfen die Gefäße vorsichtig gesichert, aber ganz war die Blutung gewiß nicht zu verhindern; in den Versuchen von Chossat scheint dagegen der Blutverlust nicht so sorgfältig vermieden zu sein; in einigen derselben war er bei der Eigenthümlichkeit der Verletzung ganz unvermeidlich.

Wie nun die Wärmeabnahme sich verhalten wird, wenn man bei Wiederholung der Brodie'schen Versuche das künstliche Athmen noch mehr dem normalen gleich macht, und wie groß die Ausscheidung von Kohlensäure sein wird, wenn man dieselbe nicht gleich nach dem Anfange des Lufteinblasens auffängt; ob es also auf diese Weise gelingen wird, das Räthsel, welches jene Versuche einschließen, ohne daß noch ein Zweifel übrig bleibt, zu lösen, dies muß die Zukunft entscheiden. Der Versuch, den ich gemacht habe, den Widerspruch mit der Verbrennungstheorie aufzuklären, ist, was ich eingestehen muß, nicht ganz frei von einigen Hypothesen.

Die Beobachtungen bei Menschen zeigen vielfach eine Abhängigkeit der Wärme von dem Zustande der Gehirnthätigkeit, indessen doch nie, ohne daß nicht gleichzeitig das Athmen und der Kreislauf dabei auf eine Weise verändert wären, die mit der Steigerung oder Verminderung der Wärme der äußeren Körpertheile in Uebereinstimmung stände. Von den Nervenkrankheiten hat man mit Ausnahme der Lähmung keinen Beweis für den unmittelbaren Einfluß des Nervensystems hernehmen können; der einzige Fall, der sich hierzu eignete, wäre die Entzündung der Gehirnhäute, in welcher die Wärme höchst auffallend in den verschiedenen Perioden der Krankheit wechselt. Gleichzeitig verändern sich aber mit der Wärme in derselben Richtung die beiden genannten körperlichen Functionen. Die geistigen Erregungen, besonders die Gemüthsbewegungen, machen sich auch in der Hautwärme bemerkbar, indem durch Zorn und Wuth sich dieselbe steigert, und durch Sorge und Kummer sich mindert. Das Athmen und die Blutbewegung verhalten sich ganz der Wärme entsprechend, und der Turgor der Haut ist nach Art der Gemüthsbewegung ein höchst verschiedener. Auf denselben Unterschied jener Functionen läßt sich der in der Wärme phlegmatischer und sanguinischer, schlafender und wachender Menschen zurückführen. Die Steigerung der Wärme bei jedem Schmerze, die noch neuerdings Demarquay bei den Thieren beobachtet hat, findet ihre volle Erklärung in der von Magendie vor Kurzem vermittelst des Hämadynamometers gefundenen Steigerung des Blutdrucks in den Arterien bei Reizung der sensitiven Wurzeln des Rückenmarks. — Die Herabsetzung der Wärme durch Einathmen von Aether haben Duméril und Demarquay nicht anders erklären zu können geglaubt als durch die Annahme, daß die Bildung der Wärme direct vom Nervensystem, auf welches der Aether wirke, abhänge. Wie wenig stichhaltig die Gründe sind, welche sie zu diesem Schluß verleiteten, ist oben erörtert worden.

Die Ursache der entzündlichen Wärme hat man bald in einem vermehrten Stoffwechsel oder in einer Zersetzung des Blutes, bald in einem vermehrten Blutandrange gesucht; von vielen Seiten ist sie aber auch unmittel-

Digitized by Google

bar den gereizten Nerven zugeschrieben worden, und dies Symptom der Entzündung hat daher unter den Beweisen für den Ursprung der Wärme aus der Nerventhätigkeit eine Stelle erhalten. Die Ansicht über die Entstehung der Wärmeerhöhung in einem entzündeten Theile muß nothwendig verschieden ausfallen, wenn man nicht von denselben Thatsachen ausgeht. Wer der Meinung ist, die Wärme in dem entzündlichen Theile sei höher als die Blutwärme desselben Körpers, wer in derjenigen Stelle, wo die Wärme vermehrt ist, eine Stockung des Blutes annimmt, wer das Hitzefühl des Kranken als das Maß der objectiv vermehrten Wärme ansieht, der muß freilich zu einem ganz anderen Schluß gelangen als derjenige, welcher diese Thatsachen bestreitet. Daß aber, letzteres zu thun, volles Recht vorhanden ist, wird Jeder zugestehen, der genau jene Voraussetzungen prüft. Die Wärme in einem entzündeten Kanal oder an einer entzündeten Hautstelle ist allerdings zur Zeit des Wundfiebers und der anfangenden Eiterung höher als im normalen Zustande, auch höher als an demselben gesunden Theile auf der anderen Körperhälfte, allein nie erreicht sie die meist durch das entzündliche Fieber gleichzeitig gesteigerte Wärme des arteriellen Blutes desselben Körpers. Die Circulation des Blutes mitten in dem entzündeten Theile ist zwar verlangsamt, selbst partiell aufgehoben, aber in der Peripherie ist sie dafür viel lebhafter als sonst. Die Arterien sind daselbst ausgedehnt, ohne daß der Rückfluß des Blutes gehindert ist. Da nun die Wärme eines Theiles durch die Zahl und Weite der Arterien und durch die Dauer des Aufenthaltes des arteriellen Blutes bestimmt wird, so muß in der Peripherie der entzündeten Stelle, gerade da, wo der Thermometer angelegt zu werden pflegt, diese aus derselben Ursache vermehrt sein, aus welcher ein Schlag auf eine Hautstelle eine vorübergehende Wärmeerhöhung hervorruft. Bei der Entzündung der Haut kommt nun noch hinzu, daß durch die Aufhebung der Ausdünstung der Verlust an Wärme viel geringer ist als in dem normalen Zustande. Ob nun außerdem durch Verstärkung chemischer Vorgänge in dem entzündeten Theile sich die Wärme steigern müsse, darüber fehlen die erforderlichen Untersuchungen. Ginge zugleich mit dem Gefühl von Wärme der Gefäßanfüllung eine objective Zunahme von Wärme voraus, wäre diese größer in der Mitte der Entzündung, da nämlich, wo die Blutbewegung mehr oder weniger stockt, stiege die entzündliche Wärme höher in einem nervenreichen Organe als in einem ebenso gefäßreichen, aber nervenarmen, so würde durch diese Thatsachen die Erklärung der entzündlichen Wärme aus der vermehrten Bewegung und Anhäufung des Blutes sehr an Wahrscheinlichkeit verlieren; allein bis jetzt hat noch Niemand gezeigt, daß diese Voraussetzungen begründet sind, und alles, was Latour in neuerer Zeit vorgebracht hat, um die Entstehung der entzündlichen Hitze aus der Einwirkung des Nervensystems zu erklären, ist durchaus ohne Beweiskraft.

Obgleich das Sinken der Wärme nach Unterbindung der Arterien bei unverletzten Nerven mitunter als ein Zeugniß gegen die Entstehung der Wärme aus Thätigkeit der Nerven angeführt wird, indem man die geringe Wirkung der Durchschneidung des Nervenstammes dagegen hält, so giebt es doch einige an Menschen gemachte Erfahrungen, welche, gerade weil sie das entgegengesetzte Verhalten der Wärme nach Unterbindung einer Hauptarterie eines Gliedes zeigen, zum Beweis für die Wirksamkeit der Nerven benutzt werden. Schon Brandis erwähnte der Wärmeerhöhung nach jener Operation, und Earle erzählte mehrere Fälle, in denen sogleich oder allmälig die Oberfläche des ganzen Gliedes eine höhere Wärme als die des entspre-

Digitized by Go

chenden gefunden darbot, einmal am Unterschenkel nach Ligatur der Kniekehlenarterie sogar eine Steigerung um 2° R. Darin, daß die Zunahme der Hautwärme sich nur dann einstellt, wenn die Arterie eines Gliedes unterhalb ihrer ersten Verzweigung unterbunden wird, liegt auch schon die Ursache dieser Erscheinung ausgesprochen: es ist dies keine andere als die Entwickelung des hauptsächlich durch die oberflächlich gelegenen Arterien bewirkten Nebenkreislaufes.

Schließlich sei noch eine Bemerkung Donders' erwähnt, die sehr wichtig wäre, wenn sich nachweisen ließe, daß dem Gefühl einer Wärmeerhöhung, auf welches sie sich bezieht, auch eine objectiv wahrnehmbare Veränderung entspräche. Es soll nämlich ein Amputirter, wenn er sich einbildet, das abgesetzte Glied zu bewegen, in dem Stumpfe eine unangenehme Wärme empfinden. Wenn nicht die Zerrung der Nervennarben diese Empfindung hervorbringt, so könnte man an elektrische Strömungen denken, deren Anwesenheit in den Nerven Dubois-Reymond neuerdings dargethan hat, und vermittelst welcher die Zusammenziehung der Muskeln erregt wird. Die Vermuthung, daß die gehinderte Fortleitung der elektrischen Ströme auch wirkliche Steigerung der Wärme in den Nerven erzeuge, erscheint bis jetzt wenig begründet.

So gelingt es also nicht, in den Lebensvorgängen des thierischen Körpers außer der Verbrennung eine Wärmequelle ausfindig zu machen, die dieser zur Seite gestellt werden könnte. Allerdings muß die ununterbrochene Thätigkeit des Herzens unabhängig von der durch sie bewirkten Verstärkung der Oxydation des Blutes Wärme erzeugen, ohne Zweifel ist alle Muskelbewegung von Entwickelung von Wärme begleitet, wahrscheinlich ist ein Freiwerden derselben auch, wie gezeigt ist, an einige andere chemische und physikalische Vorgänge geknüpft, aber nichts berechtigt uns, alle diese Wärmequellen zusammengenommen für so ergiebig wie die in der Oxydation gelegene zu betrachten. Mögen auch noch Widersprüche gegen diese Ansicht vorkommen, deren Aufklärung bis jetzt noch nicht vollständig gelungen ist, wir dürfen dreist vermuthen, daß die Zukunft die irrthümlichen Voraussetzungen, auf welche sie sich gründen, berichtigen wird. Namentlich gilt dies von dem Widerspruch, der in der Größe des Unterschiedes in der Wärme der beiden Blutarten liegt. So wenig auch geläugnet werden kann, daß die Berechnung der Verbrennungswärme aus dem Gasaustausch in der Lunge auf manchen nicht scharf bewiesenen Annahmen fußt und manche Fehler einschließen kann, so ist es doch nicht im mindesten wahrscheinlich, die Beseitigung derselben werde das Verhältniß der abgegebenen zu der durch die Verbrennung gebildeten Wärme dergestalt verändern, daß der Ueberschuß jener über diese die Hälfte der ganzen Menge beträgt. Bis jetzt sind wir freilich noch weit entfernt davon, die Stärke der einzelnen Wärmequellen außer der der Oxydation direct bestimmen zu können, muß doch selbst bei einigen derselben die Existenz noch zweifelhaft genannt werden; es steht aber doch zu hoffen, daß eine gewisse Schätzung derselben mit der Zeit möglich werden wird, wenn auch schwerlich eine exacte Berechnung des Antheils, den jede derselben an dem Gesammtproduct der thierischen Wärme besitzt, in nahe Aussicht gestellt werden kann. Noch viele mühsame Vorarbeiten sind zweifelsohne nöthig, bis dieses Ziel einst erreicht werden wird.

Beständiger Verlust der erzeugten Wärme und Größe der einzelnen Ausgaben. — Die in unserem Körper ununterbrochen erzeugte Wärme geht in dem Maße, als sie gebildet wird, auch wieder verloren,

Digitized by Google

wird theils an die uns umgebende Luft abgegeben, theils zur Verdunstung von Wasser verwendet. Unsere Haut strahlt nicht bloß an den unbedeckten Stellen, sondern auch an den bekleideten fortwährend Wärme aus, die Schleimhaut der Athmungswege erwärmt die eingeathmete Luft, und in dem Verdauungskanal entziehen die nicht blutwarm genossenen Nahrungsmittel auch noch einen Theil Wärme, welcher später durch die Ausscheidungen an die Luft abgegeben wird. Ferner verdampft die Haut an ihrer Oberfläche das aus den Blutgefäßen in den Schweißdrüsen ausgeschwitzte Wasser und giebt auch etwas Wasserdampf ab, welcher unmittelbar aus den Gefäßen durch die Oberhaut hindurchdringt; die stets feuchte Schleimhaut der Athmungswege sättigt die eingedrungene Luft fast gänzlich mit Wasser. Der Wärmeverlust der Haut durch Ausstrahlung und Verdampfung wird durch das arterielle Blut sogleich wieder ersetzt und seine Wirkung auf tiefer gelegene Theile dadurch geschwächt; außerdem erschwert das Fettpolster das Eindringen der Kälte in die Tiefe, so daß die unter demselben liegenden Muskeln eine ziemlich gleichmäßige Wärme bewahren können, die aber nicht in ihrer Höhe der des Blutes gleichkommt, und je weiter nach dem Ende der Gliedmaßen zu, desto geringer ist. Da in der Lunge der Luftwechsel nicht bis zu den kleinsten Bronchialendigungen dringt, so bleibt auch hier die Abkühlung nur auf die Oberfläche der Schleimhaut der größeren Bronchien und der übrigen Luftwege beschränkt. Wenn außer durch Mittheilung und Verdampfung noch durch andere physikalische und chemische Vorgänge Wärme im thierischen Körper gebunden wird, so ist jedenfalls der Verlust dabei so gering, daß wir ihn hier ganz vernachlässigen können.

Die Größe der fortwährenden Abgabe von Wärme ist weder bei jedem Menschen dieselbe, noch bleibt sie sich stets gleich bei demselben Individuum. Die an der Haut stattfindende hängt ab von der Beschaffenheit des Körpers, der Bekleidung und der umgebenden Luft. In ersterer Hinsicht kommt es an auf die Größe der Hautoberfläche im Verhältniß zum Körpergewicht, auf den Zustand der Haut und auf den Ortswechsel des Körpers. Die größeren Menschen verlieren verhältnißmäßig für ihre Schwere mehr Wärme als die kleinen, da die Oberfläche der Körper wie das Quadrat der Dimensionen, der Inhalt aber wie deren Kubus wächst. Diejenigen Körpertheile, welche am meisten Oberfläche darbieten, sind daher auch die kühlsten, und durch Verringerung der Oberfläche, wie z. B. durch Anziehen der Gliedmaßen an den Rumpf verringern wir den Verlust von Wärme, wovon die Temperaturverschiedenheit einer ausgestreckten und einer geballten Hand ein sehr auffallendes Beispiel abgiebt. Je wärmer die Haut bei einer die gewöhnliche Höhe nicht zu sehr überschreitenden Lufttemperatur ist, je rascher sich das Blut in ihr erneuert, desto größer muß der Verlust durch Ausstrahlung sein; je mehr sie ferner in Folge ihrer Spannung und Blutfülle und in Folge der Beschaffenheit des Blutes zur Ausdünstung neigt, desto stärker ist die Verdunstungskälte, falls der Körper sich in der Lage befindet, wo die Verdunstung nicht gehindert wird. Durch die feuchtere Haut sind die Neger gegen die Einwirkung der Hitze viel mehr geschützt als die Europäer, welcher Schutz für sie um so nöthiger ist, als ihre schwarze Hautfarbe, falls sie sich nackt den Sonnenstrahlen aussetzen, stärker als eine weiße die Wärmestrahlen verschluckt. Da meist diejenigen Körper, welche wenig Strahlen zurückwerfen, ein großes Ausstrahlungsvermögen ihrer eigenen Wärme besitzen, so würde, wenn dies auch bei der Haut der Neger der Fall wäre, der Verlust an Wärme in der Kälte, namentlich des Nachts, bei dieser Menschenrace

Digitized by Google

größer sein als bei den Weißen; es ist indessen schon von Bache geläugnet worden, daß die Farbe auf die Ausstrahlung einen Einfluß ausübt, und Berthold fand sogar bei einem schwarzen Ueberstrich unter allen Farben die geringste Ausstrahlung, so daß also die entgegengesetzte Eigenschaft des Rußes nicht der Farbe zugeschrieben werden kann. — Eine mäßige Bewegung des Körpers, welche die Bildung der Wärme nicht beträchtlich vermehrt, trägt stets zur Vermehrung des Verlustes in einer nicht über die Blutwärme und dabei nicht mit Wasser vollständig gesättigten Luft bei, indem mit der ganzen Oberfläche des Körpers stets neue Luftschichten in Berührung treten, welche durch ihre Erwärmung und Sättigung mit Wasserdunst Wärme entziehen, und zwar um so mehr, je weniger dicht die Bekleidung und je feuchter die Haut ist. — Die erwärmende Eigenschaft der Kleider, das heißt also die durch sie bewirkte Verminderung des Verlustes an Wärme richtet sich nach der Fähigkeit des Materials, die Wärme zu leiten und auszustrahlen und die Communication der die Haut umgebenden Luftschicht mit der äußern Luft zu verhindern. Die specifische Wärme des Stoffes ist nur insofern wirksam, als bei dem Wechsel der Kleidung die Menge der verschluckten Wärme sich nach ihr richtet. Die Wärme der Haut wird nach der Oberfläche der Bedeckung fortgeleitet; je mehr abgeschlossene Luftschichten sich zwischen der Bekleidung befinden, desto geringer ist die Fortleitung. Am besten leitet die Wärme, nach Ingenhouß, die feine Leinwand, am schlechtesten Hasenfell, Baumwolle und Schafwolle, und zwar je feiner diese, desto weniger; rohe Seide, Biberfelle, Eiderdunen liegen in der Mitte. Die Ausstrahlung ist hauptsächlich abhängig von der Beschaffenheit, namentlich von der Glätte oder Rauhigkeit der Oberfläche; bei den Kleidungsstoffen ist aber ihre Verschiedenheit noch nicht ermittelt worden. Da die Leitung und Ausstrahlung der Wärme bei einer Bedeckung ganz ungleichartig wirken können, so kommt es bei einem und demselben Stoffe sehr auf dessen Dicke an, ob derselbe mehr oder weniger Schutz als ein anderer gewährt. So soll z. B., trotzdem, daß Wolle sehr schlecht die Wärme leitet, in den heißesten Gegenden Ostindiens ein ganz dünnes feines Flanellhemd, falls es den einzigen Ueberwurf des Körpers bildet, einem baumwollenen oder leinenen Hemde, der größeren Kühlung wegen, vorzuziehen sein. Die weiße Farbe würde nach der obigen Angabe zwar die Aufnahme der Wärme in der Sonne vermindern, aber die Abgabe durch Ausstrahlung vermehren. Je leichter die mit Wasserdunst geschwängerte und erwärmte Luftschicht zwischen der Haut und der Bekleidung und in dieser selbst erneuert werden kann, desto mehr befördert dieselbe den Verlust; ein wasserdichtes Zeug erwärmt daher am stärksten, außer wenn nach Ansammlung des Schweißes unter demselben eine starke Kälte bis zur Haut dringt, wo dann die Feuchtigkeit die Absorption der Wärme vermehrt. — Eine dicke dichte Bedeckung ist im Stande, den Verlust durch Ausstrahlung und Berührung, so wie durch Verdampfung fast völlig zu hemmen; unsere gewöhnliche Bekleidung im Winter vermag dies aber nicht, und die äußere Luft muß daher nach dem Grade ihrer Wärme, Bewegung und Sättigung mit Wasser auf die Größe des Wärmeverlustes durch die Haut einwirken. — So lange nicht die Temperatur der Luft größer ist als die unseres Körpers, so lange muß der durch Ausstrahlung bewirkte Verlust an Wärme um so größer und um so rascher sein, je mehr der Unterschied in der Wärme beträgt. Die Kälte beschränkt zwar die Verdampfung, aber ein gewisser Verlust wird auch bei großer Kälte noch durch dieselbe herbeigeführt. Die Abkühlung, welche ein starker Luftzug hervorbringt, kann viel größer sein als

Digitized by Google

die durch Bewegung des Körpers in derselben ruhigen Luft, da durch jenen ein viel rascherer Wechsel der die Haut umgebenden Luftschichten möglich ist. Da die Luft schlecht leitet, so würde bei gänzlicher Ruhe der Luft und des Körpers der Verlust sehr gering sein; gänzlich fehlen kann er jedoch ohne besondere Vorrichtungen nicht, weil die Erwärmung der Luft durch die Oberfläche des Körpers beständig Luftströmungen veranlaßt. Wie groß der Unterschied zwischen dem Verlust in einer windstillen und bewegten Luft ist, dies erfährt auf der einen Seite am stärksten die Schiffsmannschaft bei einer arctischen Expedition, indem sie die größte Kälte im ersteren Falle sehr gut aushält, im letzteren aber der Gefahr des Erfrierens ausgesetzt ist, und auf der anderen Seite der Bewohner der heißesten Zone, welcher nur dadurch die große Hitze erträgt, daß er sich in Räumen aufhält, durch welche ein steter Luftstrom stattfindet. Je weniger die Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, desto größer muß der Verlust in Folge der Verdunstung auf der Haut sein. Daß die feuchte Luft die Wärme besser als trockene leitet, ist dagegen von höchst unbeträchtlichem Belang. Von einiger, aber nur geringer Bedeutung für die Größe des Verlustes ist auch noch der Grad des Luftdruckes. — Die Größe der Abgabe von Wärme durch die Lunge hängt hauptsächlich, so weit der Körper dieselbe bestimmt, ab von der Menge der eingeathmeten Luft. Diese würde die Abgabe der Wärme durch Mittheilung und Verdampfung ganz allein bestimmen, wenn Wärme und Wassergehalt der ausgeathmeten Luft bei derselben Luftbeschaffenheit stets sich gleich blieben; es sind aber Wärmegrad des Körpers und Zeit des Verweilens der Luft in der Lunge sowohl auf die Wärme als auf den Wassergehalt der ausgeathmeten Luft nicht ganz ohne Einfluß, wie denn auch der Wassergehalt des Blutes und die Gefäßfülle der Schleimhaut auf den Sättigungsgrad der ausgeathmeten Luft mit Wasser wahrscheinlich etwas einwirken können. Die Beschaffenheit der Luft, in der wir uns befinden, verändert die Größe des Verlustes durch die Lunge auf dieselbe Weise wie bei der Haut; da aber die ausgeathmete Luft in ihrer Wärme und in ihrem Wassergehalt, der gewöhnlich so groß als möglich ist, nur wenig wechselt, und da die Menge der eingeführten Luft im Sommer nicht vermehrt wird, so muß die Abgabe von Wärme zu dieser Jahreszeit von der im Winter sehr übertroffen werden, während der Verlust durch die Verdunstung auf der Haut zu letzterer Jahreszeit beträchtlich abnimmt. — Endlich ist es klar, daß der Verlust durch die Erwärmung von Getränk, weil dasselbe kälter und in größerer Menge in der Hitze genossen wird, im Sommer ebenfalls größer ist als im Winter.

Es wäre nun die Aufgabe, für die Wärme des menschlichen Körpers ein ähnliches Budget zu entwerfen, wie dies für die verschiedenen Stoffe, welche täglich aufgenommen und wieder ausgeschieden werden, aufgestellt wird. Daß hier nur von einer Schätzung der einzelnen Ausgaben und nicht der Einnahmen die Rede sein könne, bedarf kaum mehr der Erwähnung; aber auch selbst jene ist nicht mit Genauigkeit ausführbar. Das größte Hinderniß besteht darin, daß der beträchtlichste Verlust, der durch die Ausstrahlung der Haut entsteht, bis jetzt gar nicht direct gemessen ist; wollte man den Versuch machen, so müßte man einen Menschen in einen Calorimeter stellen, durch welchen fortwährend Luft strömt, so daß diese nie mit Wasserdunst sich sättigt, und zu welchem die Athmungsluft auf einem besonderen Wege zugeleitet würde. Also nur durch Abzug des Betrags aller anderen Abgaben von der ganzen Summe der Verluste läßt sich der durch die Ausstrahlung berechnen. Nun ist aber die Menge der von unserem Körper in einer gewissen Zeit gebildeten

Digitized by Google

Wärme nicht hinreichend bekannt, denn es läßt sich nur die Verbrennungswärme auf dem früher bezeichneten, keineswegs fehlerfreien Wege bestimmen. Zweitens aber mangelt es auch der Schätzung der übrigen Verluste an der nöthigen Schärfe, so daß die Summe derselben auch nicht Ansprüche auf Genauigkeit machen kann.

Daß man schon früherhin daran dachte, zu berechnen, wieviel Wärme durch die Ausdünstung verloren geht, zeigt unter Anderem eine Bemerkung, welche wir bei Fr. Nasse finden, der wenigstens für die Lunge den Wärmeverlust durch die Verdampfung des Wassers schätzte. Eine Angabe über den Wärmeverlust aus der Verdampfung überhaupt kommt später mehrfach, z. B. bei Liebig, vor. Vierordt benutzte zu seinen Berechnungen über den Wärmeverlust durch die Lunge sowohl die Resultate seiner Untersuchungen über die Menge der in einer bestimmten Zeit geathmeten Luft, als auch die über die Menge des ausgeathmeten Wassers, und verglich damit die Wärmeabgabe durch den Urin, deren Bestimmung er Becquerel's Schatzung der Menge des täglich entleerten Urins zu Grunde legte. Bei der Berechnung der Wärme durch die Verdunstung beging er den Fehler, daß er nicht die latente Wärme des Wassers, sondern die specifische Wärme des Wassers berücksichtigte. Bei dem Urin ließ er den Temperaturgrad unbeachtet, welchen das Wasser bei seiner Einführung in den Körper besitzt. Valentin berechnete nach seinen eigenen Untersuchungen die Wärmemenge, welche sein Körper durch Verdunstung des Wassers in der Lunge und auf der Haut verliert. Die vollständigste Schätzung des Wärmeverlustes unternahm neuerdings Barral. Zuerst bestimmte er bei vier Personen die Menge des täglich genossenen und in dem Harn und in den Fäces sich nicht wiederfindenden Kohlenstoffs und Wasserstoffs und berechnete aus derselben die täglich gebildete Wärmemenge, indem er den Wärmecoefficienten für $C = 7200$ und den für $H = 34600$ annahm und denjenigen Theil des Wasserstoffs, welcher nicht durch den Sauerstoff der Atmosphäre verbrannt wird, als schon mit Sauerstoff vereinigt in den Nahrungsstoffen betrachtete. Sodann ermittelte er die Menge der täglichen festen und flüssigen Nahrung, sowie der Ausleerungen, und zugleich die Menge des in der Nahrung enthaltenen und des durch Urin und Koth täglich abgehenden Wassers. Durch Subtraction dieser von jener erhielt er die Menge, welche durch Lunge und Haut verdunstet. Somit war er im Stande, anzugeben, wieviel Wärme durch Verdunstung, wieviel durch Ausleerung verloren geht. Die Wärmeabgabe an die eingeathmete Luft schätzte er, indem er aus der Menge des verbrannten Kohlenstoffs auf die der ausgeschiedenen Kohlensäure, und aus dieser wieder gemäß der bekannten procentischen Zusammensetzung der ausgeathmeten Luft auf die Menge der letzteren schloß. Ferner habe ich selbst mit Benutzung des aus den neueren Untersuchungen sich ergebenden mittleren Werthes aller hier in Betracht kommenden Functionen eine Berechnung versucht, deren Ergebnisse mit denen der so eben angeführten verglichen werden sollen.

1. Die mittlere Menge Wasser, welche täglich auf der Haut verdampft, beträgt gegen 800 Gramm. Die Dämpfe besitzen die mittlere Temperatur der Haut, also 34° C. Die latente Wärme der Wasserdämpfe erhält man, nach Regnault, durch die Multiplication der Menge des verdampften Wassers mit der Formel $606{,}5 + 0{,}305\,t$ (t bezeichnet die Temperatur der Dämpfe), von der man t abziehen muß, wenn diejenige Wärme nicht in Anschlag gebracht werden soll, welche nothwendig war, das verdampfende Wasser zu erwärmen. Da wir diese hier unberücksichtigt lassen, so haben wir also

Digitized by Google

800 (606,5 + (0,305 . 34) — 34) = 800 . 582,78 = 466296. Nach Valentin's Angabe berechnet, beträgt der tägliche Verlust an Wärmeeinheiten auf einen Tag fast ebensoviel, nämlich 446976. Da sich älteren Berechnungen zufolge die Hauptausdünstung im Sommer zu der im Winter ungefähr wie 4:3 verhält, so wird die tägliche mittlere Differenz des Verlustes zu beiden Jahreszeiten sich auf ungefähr 135000 Wärmeeinheiten belaufen.

2. Vierordt berechnete aus der in einer Minute bei verschiedener Temperatur eingeathmeten und auf gleichen Barometerstand zurückgeführten Luftmenge, welche bei mittlerem Wassergehalt in die Lunge eindringt und bei der größten Spannung der Dämpfe auf 37° C. erwärmt wieder ausgeschieden wird, die Menge des in einer Minute abgegebenen Wassers. Dieselbe beträgt bei 14° C. 0,22685 Grm., also in einem Tage 326,664 Grm. Die latente Wärme wäre nach Regnault 580,785, also der tägliche Verlust an Wärmeeinheiten 189724. Während die früheren Physiologen die Menge des durch die Lunge ausgeschiedenen Wassers nur auf 130 bis 300 Grm. anschlagen, giebt Valentin dieselbe höher an; der Verlust an Wärme würde nach seiner Berechnung 228956 betragen Aus den Versuchen von Vierordt läßt sich folgern, daß im Durchschnitt mit jedem innerhalb 24° bis 4° C. sinkenden Temperaturgrad der Luft die ausgeschiedene Wassermenge für jede Minute um 0,0039 Grm. steigt. Demnach verlieren wir mit jedem niedriger werdenden Temperaturgrade täglich 2836 Wärmeeinheiten mehr. Da die Annahme einer vollständigen Sättigung der ausgeathmeten Luft mit Wasser, nach Marchand und nach Moleschott, nicht ganz richtig ist, so sind jene Werthe wahrscheinlich etwas zu hoch ausgefallen.

Der durch Verdunstung von 1127 Grm. Wasser auf äußerer Haut und Lungenschleimhaut bewirkte Verlust würde also nach meiner Rechnung 656020 Wärmeeinheiten täglich betragen, nach Valentin 675432 bei einer Verdunstung von 1100 Grm.; zieht man aus Barral's Angaben das Mittel, so erhält man bei 9879 Grm. Verlust an Wasser 605420 Wärmeeinheiten. Barral nahm dabei an, daß die Dämpfe im Maximum der Spannung bei 37° C. entweichen. Die drei erwachsenen Personen, ein 29jähriger, ein 59jähriger Mann und eine 32jährige Frau, von denen die Werthe hergenommen sind, hatten ein mittleres Gewicht von 55,91 Kilogr., ein Alter von 40 Jahren und befanden sich in einer durchschnittlichen Temperatur von 10°,8. Bei Ausschluß des Greises würde die täglich verdampfte Wassermenge 1143 Grm. betragen und also der Verlust an Wärme größer sein. Aus den an einer und derselben Person im Winter und Sommer angestellten Untersuchungen über die Größe der Ausscheidung des Wassers ergiebt sich nach demselben Beobachter bei 20° C. Differenz ein täglicher Unterschied von 86400 Wärmeeinheiten.

3. Wenn ein Erwachsener in einer Minute 6000 KC. bei 336‴ Luft ausathmet, die bei 12° C. eingeathmet, in den Luftwegen auf 37° erwärmt wurden, so verliert er dabei täglich 65755 Wärmeeinheiten. Diese Zahl erhält man, wenn man das absolute Gewicht dieser für 24 Stunden berechneten Luftmenge (die Ausdehnung für jeden Grad = 0,003665, und das Gewicht für 1 Liter = 1,29318 angenommen) mit der Anzahl der mitgetheilten Wärmegrade (= 23) und der specifischen Wärme der atmosphärischen Luft (= 0,269) multiplicirt. Durch Sättigung mit Wasserdämpfen soll sich die specifische Wärme einer Kohlensäure enthaltenden Luft etwas vermindern; dagegen besitzt aber kohlensaures Gas eine etwas größere Wärmecapacität als Sauerstoffgas. Beides ist aber ohne Zweifel unbeträchtlich. Wichtiger

Digitized by Google

ist wohl der Umstand, daß die eingeathmete Luft nicht trocken ist, sondern jene 6000 KC. Luft etwa 0,03725 Grm. Wasser, also die in 24 St. geathmete Luft 53,64 Grm. enthalten. Da die specifische Wärme der Wasserdämpfe 0,847 ist, so sind etwa 1000 Wärmeeinheiten zu der obigen Summe noch hinzuzurechnen. Vierordt hat wahrscheinlich das absolute Gewicht von 1000 KC. Luft zehnmal zu hoch angeschlagen und daher den Verlust bei der Erwärmung der 12° kalten Luft auf 391 Wärmeeinheiten für eine Min. angegeben, was für einen Tag 563040 ergiebt. Barral unterläßt es, Erläuterungen zu geben, wie er zu seinen Resultaten gelangt ist; das Mittel würde bei ihm 191172 betragen. Die Vergleichung der beiden von ihm für Winter und Sommer erhaltenen Werthe läßt auf eine tägliche Steigerung der Abgabe wenigstens um 10000 Wärmeeinheiten für jeden niederen Grad schließen, und nach Vierordt beläuft sich diese Summe sogar fast auf 20000, welche Zahl aber aus dem bezeichneten Grunde wahrscheinlich um das Zehnfache zu groß ist.

4. Das Gewicht der täglichen Nahrung mit Einschluß des Getränkes beträgt ungefähr 3000 Grm. — Ist die mittlere Wärme des Aufgenommenen 20°, die des Ausgeschiedenen 37° C, und ist die specifische Wärme der Nahrung und der Ausscheidungen die des Wassers, so werden täglich 51000 Wärmeeinheiten an die Nahrung und somit durch die sichtbare und unmerkliche Ausscheidung abgegeben. Nach Barral beträgt die Abgabe im Durchschnitt aus seinen vier Versuchen bei Erwachsenen 57100. Wenn derselbe nun aber außerdem nochmals die Wärme mit in Anschlag bringt, welche Urin und Fäces dem Körper entziehen (im Mittel 46344 WE.), so begeht er offenbar einen Fehler, denn diese Wärme steckt schon in der an die Nahrung abgegebenen. Ebenso wenig darf man, wie Vierordt gethan, bei der Berechnung des Wärmeverlustes durch den Harn die ganze Wärmemenge, welche der Urin enthält, als eine abgegebene ansehen, weil die Nahrung nicht bei 0° genossen wird. Deshalb verliert der Körper durch den Urin nicht täglich 46800 Wärmeeinheiten, wie Vierordt annimmt, sondern ungefähr nur die Hälfte.

5. Nun ist noch die größte Quelle des Wärmeverlustes übrig, deren directe Bestimmung bis jetzt noch fehlt. Die Summe aller auf den bezeichneten Wegen verloren gegangenen Wärme ist nach der von mir angestellten Rechnung 773775, nach Barral im Durchschnitt 898984. Durch Abzug derselben von der täglich gebildeten Wärme würde man also die durch Ausstrahlung und Leitung von der Oberfläche des Körpers abgegebene Wärme erhalten. Wir kennen nun aber bei dem menschlichen Körper bloß die Verbrennungswärme und auch diese nicht einmal genau, daher kann die Bestimmung für jenen Verlust, auch selbst wenn die der übrigen fehlerfrei wäre, nur sehr ungenau sein. Nehmen wir für die durch Verbrennung täglich entwickelte Wärme 2,650000 Wärmeeinheiten an, so bleiben 1,876225 für den Verlust durch die Ausstrahlung der Oberfläche übrig. Nach Barral, bei dem man 2,637225 für die durchschnittliche Verbrennungswärme findet, würden also 1,738241 Wärmeeinheiten auf diesen Verlust kommen. Im Winter bei — 0°,54 betrug die tägliche Abgabe gegen 500000 mehr als im Sommer bei + 20°,18. Daß aber von Barral zwei Verlustquellen zu hoch berechnet sind, habe ich vorher nachgewiesen, und da außer durch Verbrennung, auch noch auf anderen Wegen Wärme im Körper erzeugt wird, so darf man seine Zahl eher für zu niedrig als für zu hoch halten.

Nach meinen Ansätzen würden von je 100 im Körper gebildeten Wärmeeinheiten 17,59 durch die Ausdünstung der Haut, 7,16 durch die Verdampfung in den Luftwegen, also 24,75 für beide Flächen, 2,52 durch Erwärmung der

Digitized by Go

Luft in denselben, 1,93 durch Abgabe an die Nahrung und 70,80 demnach durch die Ausstrahlung der Haut verloren gehen. Nach Barral's Angabe kommen auf die Verdampfung überhaupt 24,1, auf die Erwärmung der eingeathmeten Luft 7,3, auf die Abgabe an Speise und Getränk 2,2, an die merklichen Ausleerungen 1,8 und somit auf die Ausstrahlung 64,6. Nach Valentin, dessen Angaben zufolge die Verbrennungswärme für einen Tag 2,671240 Wärmeeinheiten betragen muß, ist der Werth der zwei ersten Verluste 16,7 und 8,5, also von beiden zusammen 25,2. — Folglich ist es als ziemlich gewiß anzusehen, daß ungefähr $^1/_4$ aller Wärme durch die Verdampfung verloren geht und über $^2/_3$ durch die Ausstrahlung; es bliebe also etwa noch $^1/_{12}$ übrig für die anderen Verluste.

Mittel, durch welche die Gleichmäßigkeit der thierischen Wärme erhalten wird (Recompensation der Wärme). — Die Wärme eines Menschen oder eines warmblütigen Thieres zeigt zwar nicht unter allen Verhältnissen ganz dieselbe Höhe, sondern ist sowohl, weil die äußeren Einflüsse, welche auf die Bildung und Abgabe der Wärme einwirken, nicht dieselben bleiben, als auch weil die Energie der Functionen des Körpers beständig auch unter gleichen äußeren Bedingungen sich verändert, beständigen Schwankungen unterworfen; allein diese bleiben doch, wenn die Verhältnisse unter denen sich der Organismus befindet, nicht gar zu sehr von den gewohnten abweichen, innerhalb gewisser Gränzen eingeschlossen, deren stärkere Ueberschreitung nicht mehr mit der Fortdauer der Gesundheit und später nicht mehr mit der Fortdauer des Lebens verträglich ist. Es müssen also Vorkehrungen von der Natur getroffen sein, wodurch die Erhaltung der Gleichmäßigkeit der Wärme zu Wege gebracht wird, und welche, wie wir später sehen werden, bei einigen warmblütigen Thieren mangelhafter sind als bei den erwachsenen Menschen, und welche den kaltblütigen Thieren fast gänzlich fehlen. Diese Vorkehrungen liegen in einem Mechanismus, der, so lange alle Functionen ihren normalen Gang bewahren, zu jeder Zeit mit Leichtigkeit in Bewegung gesetzt werden kann. Wäre dies letztere nicht der Fall, so würden die Mittel, um die eingetretenen Abweichungen der normalen Wärmehöhe wieder aufzuheben, um so kräftiger sein müssen, da nur durch große Beschränkung der Verluste oder durch große Steigerung der Wärmeerzeugung ein stärkeres Sinken unter das Normal, sowie durch die entgegengesetzten Verhältnisse ein stärkeres Ueberschreiten desselben wieder ausgeglichen werden könnte. Wenn z. B. die mittlere Wärme des menschlichen Körpers um 1^0 sänke, und dieser Verlust durch Verminderung der Wärmeabgabe wieder ausgeglichen werden sollte, so müßte diese schon auf die Hälfte herabgedrückt werden, damit innerhalb einer halben Stunde der alte Stand der Wärme wieder erreicht würde. Hierzu wären aber Veränderungen der Thätigkeit des Körpers erforderlich, die den normalen Gang mehrerer Functionen nothwendig sehr beeinträchtigten. Um dies zu vermeiden, mußte die Regulation der Wärme, so lange die Gesundheit dauert, stets in Wirksamkeit sein. Diese ist nun mit Ausnahme einer accessorischen, physikalisch bedingten Hülfe ein Werk des Nervensystems, besonders des Rückenmarks, und in diesem vor allem des verlängerten Marks, welches für die Wärme, sowie für die Aufrechthaltung des richtigen Verhältnisses zwischen den stofflichen Ein- und Ausgaben des Körpers überhaupt zum Wächter bestellt ist. Durch Veränderung der Athmungsbewegungen, des Herzschlages, des örtlichen Kreislaufs und auch zum Theil der Hautausdünstung bewerkstelligt der genannte Theil des Nervensystems und mit demselben das Gangliensystem die Ausgleichung zwischen

Digitized by Google

der erzeugten und mitgetheilten Wärme einerseits und der abgegebenen Wärme andrerseits. Es gleicht diese regulatorische Thätigkeit der als Reaction bei Einwirkung krank machender Einflüsse bezeichneten und ist noch rascher und vollständiger als dieselbe, so lange wenigstens die Störungen die Gränze der gewöhnlichen im Leben vorkommenden nicht überschreiten, und so lange nicht die Erregbarkeit des Nervensystems abnorm ist. Ueber eine gewisse Gränze hinaus hört die Recompensation der Wärme auf, die Zweckmäßigkeit mancher Vorgänge schlägt dann sogar in ihr Gegentheil um.

Da die Wärmehöhe eines jeden Geschöpfes das Resultat der Wärme ist, welche dasselbe erzeugt oder erhält und welche es abgiebt, so müssen dann, wenn die Mittheilung der Wärme von außen oder die Abgabe sich ändert, ohne daß die Wärmehöhe des Körpers eine andere wird, dafür die Wärmequellen eine entsprechende Modification erleiden, und wenn die Wärmeerzeugung durch äußere oder innere Ursachen stärker angeregt oder beschränkt wird, so muß sich die Abgabe vermehren. Die hierbei eintretenden Verhältnisse sind aber in der Natur keineswegs einfacher, sondern sehr zusammengesetzter Art, namentlich dadurch, daß die Größe einer Einwirkung zum Theil schon unmittelbar durch die zuerst afficirten Organe, nicht erst durch andere secundär ergriffene gemäßigt wird. Bei der Einwirkung äußerer Wärme zeigt sich dies am deutlichsten. — Wir beginnen nun die Betrachtung der für die Erhaltung der Gleichmäßigkeit der thierischen Wärme wichtigen Vorgänge mit der Darlegung derjenigen, welche durch die Veränderungen in der Beschaffenheit des umgebenden Mediums hervorgerufen werden, und lassen dann diejenigen folgen, welche bei dem von der Umgebung unabhängigen Wechsel der Verrichtungen des Körpers in jener Hinsicht von Einfluß sind.

Die Mittel, welche unseren Körper gegen die gewöhnlichen, durch den Wechsel der Jahreszeiten und des Klimas bedingten Einwirkungen sehr verschiedener Temperaturen schützen, sind theils unwillkührliche, in der Veränderung der Vorgänge des Athmens, des Kreislaufs und der Verdauung begründete, theils willkührliche oder durch den Instinkt gebotene, wie die Auswahl der Nahrungsmittel, die Bekleidungsart und die körperliche Bewegung. Einige Recompensation wird außerdem durch die Wärme selbst auf rein physikalischem Wege hervorgebracht, ohne daß der Kreislauf und die Nerventhätigkeit dabei wirksam sind. Sowohl Beschränkung und Vermehrung des Wärmeverlustes, als auch Anregung und Herabsetzung der Wärmebildung sind Wirkungen des Wechsels der äußeren Temperatur und tragen zur Ausgleichung der durch diesen verursachten Eingriffe in das Budget der Wärme bei.

Zu den unwillkührlichen Schutzmitteln gehören zwei die Haut betreffende, von denen das eine auf eine längere Zeit gegen große Hitze, das andere auf eine kürzere Zeit gegen starke Kälte sich vorzüglich wirksam erweisen. Jenes besteht in der Veränderung der Ausdünstung. In dem Maße, als die Haut kalt wird, nimmt die Menge des in ihr circulirenden Bluts und des auf ihr verdampfenden Wassers ab. Da die Verdampfungsgröße einer nassen Oberfläche sich nach dem Temperaturgrade der umgebenden Luft richtet, welche je wärmer, desto mehr Wasser aufzunehmen im Stande ist, so kann auf diese rein physikalische Weise die Temperatur der Luft die einer Flüssigkeit in einem gewissen Grade reguliren, wenn nämlich der Verlust durch Verdampfung und Mittheilung mit einander in einem solchen Verhältniß stehen, daß die Größe des gesammten Verlustes sich stets gleich bleibt. Entspricht dieser die zugeführte oder gebildete Wärmemenge, so kann die Wärme der Flüssigkeit stets dieselbe Höhe behalten. So ist es beim Kochen des Wassers der Fall, und

Digitized by

so läßt sich auch die Gleichmäßigkeit der Wärme, welche manche warme Quellen im Winter und Sommer bewahren, erklären. Nicht aber ist es so bei dem menschlichen Körper. Hier beträgt in einer Luft von mittlerer Temperatur der Verlust durch Ausstrahlung wenigstens viermal mehr als durch Verdampfung, weil die Haut gewöhnlich nicht naß ist, und nur von der unter der Oberhaut liegenden Gefäßschicht Wasserdampf durch sie hindurchdringt. Außerdem hindert die Bekleidung die Ausdünstung, und ferner ist die Oberfläche des Körpers im Verhältniß zu seiner Masse viel zu groß, als daß der Verlust durch jene bei verschiedener Temperatur der Luft ein beständiger sein könnte, falls auch die in dem Körper gelegenen Bedingungen der Verdampfung stets dieselben blieben. Dies ist aber nicht der Fall, sondern die letztere hängt von der Lebensthätigkeit der Haut, von der Erregung der Hautnerven, von der Zufuhr und der Beschaffenheit des Bluts, namentlich von dem Wassergehalte desselben ab. Dies gilt zwar alles mehr von dem Schweiße als von der unmerklichen Ausdünstung; indessen ist diese nicht scharf von jenem zu unterscheiden, da sie zum Theil wenigstens in der Verdampfung der aus den Schweißkanälchen austretenden Flüssigkeit besteht. — Die Bildung und Absonderung des Schweißes wird überall vermehrt, wenn der Körper einer hohen Wärme ausgesetzt wird, sowohl wenn diese vorübergehend einwirkt, als wenn sie Monate hindurch und länger anhält; sowohl wenn die Wärme durch die Luft, sei dieselbe trocken oder feucht, als wenn sie durch ein warmes Bad, selbst auch durch ein lokales oder durch warmes Getränk auf den Körper übergeht. Der Mechanismus, welcher diese Absonderung erregt, wird also sehr regelmäßig bei einwirkender Wärme in Bewegung gesetzt, falls nicht Krankheiten in seinen Gang hemmend eingreifen. Das Product seiner Thätigkeit erfolgt nicht immer rasch, meist erst nach einiger Zeit; am sichersten, wenn der Impuls kein zu heftiger ist, sondern in einer langsamen Steigerung der Wärme der Umgebung besteht. Bei hoher Wärme und in trockener Luft verdampft der Schweiß zu rasch, um in Tropfen sich sammeln zu können, in einer feuchten Luft von einer Temperatur, welche die Blutwärme etwas übersteigt (bis höchstens 44° R.) ist seine Menge am größten. Davon liegt der Grund nicht bloß darin, daß der Schweiß in der feuchten Luft weniger verdunsten kann als in der trockenen, noch darin, daß die Lungen unter diesen Verhältnissen weniger Wasser ausscheiden können (bei einer vollkommen mit Wasserdunst gesättigten, mit der Lunge gleich warmen Luft muß alle Verdampfung in den Luftwegen aufhören), sondern es ist wirklich, wie Edwards gezeigt hat, der Verlust größer in feuchter warmer Luft als in ebenso warmer trockener, und die Menge des ausgeschiedenen Wassers übertrifft die gewöhnliche um mehr als um den Antheil, welchen die Lunge bei mäßiger Wärme liefert. Von der Größe des Verlustes giebt Wiegand ein Beispiel, der einmal in einem Dampfbade von 35 — 38° R. während eines Aufenthalts von 35 Minuten 1 Pfund 20 Loth an Gewicht verlor. So lange der Schweiß noch verdampfen kann, was der Fall ist, so lange die Luft nicht ganz mit Wasserdämpfen geschwängert ist oder bei voller Sättigung noch nicht die Haut an Wärme übertrifft, muß durch ihn der Körper abgekühlt werden; wie er es auch ohne dies vermöge, was Currie von dem Schweiß in Wasserbädern behauptet, ist nicht recht zu begreifen. Durch Bewegung des Körpers oder der Luft wird die Verdunstung befördert. Selbst bei einer starken Bewegung, welche durch Verstärkung des Athmens und durch Muskelthätigkeit die Erzeugung der Wärme vermehrt, ist es möglich, in heißer Luft die normale Wärme des Körpers zu erhalten, wenn nur

Digitized by Google

gleichzeitig die Bildung des Schweißes stark vermehrt wird. Es suchen deshalb bei großer Hitze die Arbeiter ihren Schutz in reichlichem Getränke, und es trinken zum Beispiel die Schnitter und Kohlenträger in Pennsylvanien während ihrer Arbeit eine solche Menge mäßig reizender Flüssigkeit, daß das Wasser, welches ihre Haut in einem Tage ausscheidet, $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{5}$ des ganzen Körpergewichts beträgt. Valentin suchte die Wirkung der Verdünnung des Bluts durch einen Versuch zu beweisen, indem er Thieren eine beträchtliche Wassermasse in die Adern spritzte. Es ward die Ausdünstung vermehrt und die Wärme der Thiere herabgesetzt. Daß die größere Wässerigkeit des Blutes, aber auch die Stärke des Athmens, vielleicht ebenfalls die Herzthätigkeit vermindert, darf jedoch bei Beurtheilung des Erfolges nicht übersehen werden. — Nachdem die Einwirkung der Hitze aufgehört hat, dauert der Schweiß stets noch einige Zeit fort; nach einem heißen Bade stellt er sich zuweilen erst später noch ein. Die Blutfülle und die Erschlaffung der Haut, die Beschleunigung des Herzschlags, die Beschränkung des Athmens dauern ebenfalls in diesem Falle noch eine Zeit lang an und sind die Ursachen, welche den Schweiß unterhalten. — Das zweite Mittel, in welchem die Haut für den übrigen Körper eine Recompensation gegen die Einwirkung der äußeren Temperatur besitzt, ist von nicht geringerer Bedeutung als die Verdampfung, und mit Recht haben C. Bergmann und dann Donders auf dasselbe aufmerksam gemacht. Bei einer dem Körper zusagenden äußeren Temperatur wird durch das unterbrochen durchströmende Blut in der Haut ein Wärmegrad unterhalten, welcher dem innerer Theile desto näher kommt, je rascher das sich in der Haut um mehrere Grade abkühlende Blut durch neues ersetzt wird. Je höher nun die Temperatur der Haut ist, desto mehr Wärme verliert die Haut durch Ausstrahlung und desto mehr Wärme wird, wenn die Bildung derselben nicht zunimmt, auch den inneren Theilen entzogen. Vermindert sich nun die Blutbewegung in der Haut durch die äußere Kälte, indem die kleinen Arterien sich zusammenziehen und der Rückfluß in den kleinen Venen verlangsamt wird, was sowohl die unmittelbare physikalische Wirkung der Kälte als die Wirkung auf die contractile Faser ist, so sinkt zwar die Wärme der Haut, besonders an den Gliedmaßen, sehr beträchlich, aber je mehr sie der der Umgebung gleich kommt, desto geringer wird auch der Verlust in der Haut und somit in den inneren Theilen, indem nicht in jedem Augenblick eine wärmere Luft, sondern erst bei Wiedererwärmung der Haut die Blutwärme zur Erhaltung des normalen Wärmegrads derselben verwandt wird. Das unter der Haut liegende Fettpolster erschwert das Eindringen der Kälte in die Tiefe; bei starker und anhaltender Kälte wird aber auch in den Muskeln der Blutlauf verlangsamt, und somit ebenfalls hier der Verlust an Wärme vermindert. Es wird also im Anfange nur die Haut zum Vortheil der inneren lebenswichtigen Organe, zur Erhaltung einer gleichmäßigen Wärme in denselben, preisgegeben, und später trifft dies Loos mehr oder weniger auch die tiefer gelegenen Theile der Gliedmaßen. — Wenn nun durch Einwirkung höherer Wärme die Gefäße der Haut erschlaffen, das Blut reichlicher durch dieselben strömt, so muß, so lange die äußere Wärme noch nicht die des Bluts übertrifft, daraus ein größerer Verlust erfolgen, als es der Fall sein würde, wenn die Circulation in der Haut dieselbe wäre wie bei mittlerer Temperatur. In sehr hoher, die des Bluts übersteigender Wärme wird die Blutbewegung in der Haut immer mehr verlangsamt und fängt zuletzt, besonders bei Einwirkung von heißem Wasser, an zu stocken. Ist auch ein gewisser Schutz gegen die Wärme, welcher durch die Veränderung der

Digitized by Google

Blutbewegung in der Haut vermittelt wird, nicht zu verkennen, so ist dieser doch nur gering. Weder dieser, noch der durch den Schweiß von der Natur dem Körper gegebene vermögen die Unterdrückung des Hauptverlustes der thierischen Wärme und die daraus folgende Steigerung der Wärme des Körpers, welche, wenn sie bis zu einem gewissen Grade gelangt ist, den Tod nach sich zieht, zu verhindern. — Auch nicht innerhalb der Gränzen der ohne allen Nachtheil anhaltend zu ertragenden Temperaturgrade, selbst nicht bei einer denselben jedesmal angepaßten Bekleidung sind die betrachteten, in der Haut gelegenen Recompensationsmittel im Stande, den Verlust an Wärme so einzurichten, daß derselbe in der Kälte und Wärme sich ungefähr gleich bleibt, sondern mit zunehmender äußerer Kälte oder Wärme steigt oder fällt auch auf die Dauer stets die Menge der abgegebenen Wärme. Der Wärmeverlust durch die Verdunstung ist ein zu kleiner im Verhältniß zu dem durch Ausstrahlung, als daß die Accomodation eine vollständige sein könnte. Denn wenn z. B. jener sich im Winter um $^1/_4$ vermindert, so steigert sich dieser, so weit wir im Stande sind, ihn auf einem indirecten Wege zu berechnen, wenigstens um $^1/_3$; da aber letzterer im Mittel viermal so groß ist als ersterer, so würden, den oben gemachten Ansätzen gemäß, im Durchschnitt täglich 300000 bis 400000 Wärmeeinheiten im Winter mehr verloren gehen als im Sommer. Der bei dieser Berechnung angenommene Unterschied der Temperatur würde etwa 16° R. betragen.

Eine ähnliche Recompensation wie bei der Haut kann bei der Lunge nicht stattfinden, denn die Blutgefäße sind gegen die unmittelbare Einwirkung der Lufttemperatur sehr geschützt, da die eingeathmete Luft nur in die Bronchien, nicht bis zu deren letzten Verzweigungen und Enden dringt. Fände eine Einwirkung der Kälte auf die Blutgefäße der Lunge statt, so würden dadurch das Athmen und die Erzeugung der Wärme gestört werden. Für die Steigerung des Verlustes durch Einathmung kalter Luft tritt ebenso wenig wie für die Verminderung desselben in heißer Luft irgend eine Entschädigung ein; im Gegentheil, die vermehrte Größe der Athemzüge in der Kälte steigert nur noch den Verlust. Auch nimmt die Menge des ausgeathmeten Wassers mit der Kälte zu und mit der Wärme ab, weil die ausgeathmete Luft stets fast ganz gleiche Wärme und Sättigung zeigt, und der Wassergehalt der atmosphärischen Luft mit dem Wärmegrade wechselt. Die Zunahme des Verlustes durch Erwärmung der Luft wächst für die so eben angenommene Temperaturdifferenz bei der Kälte ungefähr um das Dreifache, die durch Dampfbildung dagegen ungefähr um ein Drittel.

Ueber die Wirkung der Temperatur auf das Athemholen und auf den dabei stattfindenden Austausch der Gase sind mehrfache Beobachtungen gemacht worden, die jedoch meist nicht hinreichend genau sind, weil man nicht auf alle Umstände, die hierbei von Einfluß sein können, Rücksicht genommen hat. Es wird z. B. die Temperatur nicht gleiche Wirkung haben, wenn das beobachtete Individuum sich vorher schon längere Zeit in derselben aufgehalten hat, oder wenn es plötzlich aus einer sehr verschiedenen in eine kalte oder eine warme übergeht, wenn es längere Zeit vorher gehungert hat oder wenn es kurz vorher viel Nahrung zu sich genommen hat. Dann verändern auch Tageszeit und Jahreszeit die Empfänglichkeit des Körpers gegen die Eindrücke der äußeren Temperatur. Mehr noch als hierauf kommt es auf die Bekleidung des Individuums an, ob nämlich bloß die Luftwege oder zugleich auch die ganze äußere Haut den Wechsel empfindet. Ferner ist sehr wichtig für das Ergebniß die Dauer des Aufenthalts in der Temperatur, deren Wirkung

Digitized by Google

beobachtet werden soll. Die plötzlichen Uebergänge aus der Kälte in die Wärme oder aus dieser in jene werden von der Schleimhaut der Luftwege nur dann empfunden, und haben nur dann Störungen beim Athemholen zur Folge, wenn der Gegensatz ein sehr beträchtlicher ist, dahingegen schon ein minder großer, falls die äußere Haut gleichzeitig den Eindruck mit empfängt, in den Athmungsbewegungen sich bemerkbar macht. Die Affection der Haut durch den Wechsel der Wärme der Umgebung vermag sowohl durch die veranlaßten Reflexbewegungen, welche von der Haut aus am leichtesten in den Athmungsmuskeln entstehen, als auch durch die Veränderung des Blutlaufs in der Peripherie des Körpers auf das Athemholen einzuwirken. Jenes erklärt mehr die Folgen des ersten Eindrucks, dies mehr die des fortdauernden Einflusses. Man sieht hieraus, wie wichtig es ist, ob die kalte oder warme Luft überhaupt ebenfalls zu der Haut einen Zutritt findet, und ob dieser plötzlich oder allmälig stattfindet. In den Versuchen und Beobachtungen ist dies nicht hinreichend beachtet worden; in der Regel sind dieselben an Menschen angestellt worden, die ihre Kleidung der Temperatur gemäß eingerichtet hatten; dagegen besaßen die Thiere nur die von der Natur ihnen gegebenen Schutzmittel, welche nach der Jahreszeit von verschiedener Stärke sind; es muß daher bei diesen das Ergebniß der Versuche nothwendig nach der Jahreszeit ein verschiedenes sein. Versuche, in denen bei Thieren kalte oder warme Luft ausschließlich nur mit den Luftwegen in Berührung kam, sind mir unbekannt. — Welchen Eindruck die Kälte auf das Athemholen macht, erfährt jeder, der sich in ein kaltes Flußbad begiebt; er empfindet zuerst eine große Beklemmung auf der Brust. Dasselbe erfolgt bei dem Eintritt in eine sehr kalte Luft; der Athem wird beschwerlich, unregelmäßig, seufzend. In der größten Kälte am Nordpol war es den Seefahrern, als ob die Brust zerspringen wollte. Sogar Krampf der Stimmritze will man bei plötzlicher Einwirkung einer großen Kälte mitunter gesehen haben. Auch große Hitze erschwert das Athmen, macht ein Gefühl von Beklemmung. In den heißen Gegenden Afrikas und Ostindiens, wo die Luft unerträglich durch ihre Trockenheit wird, holen die Menschen mit großer Beschwerde in tiefen Zügen Athem. In dem Versuche stellt sich die Beklemmung bei einer Temperatur von 30—40° R. ein; je höher diese steigt oder je länger der Aufenthalt in der Hitze dauert, desto mühsamer wird das Athemholen, das zuletzt in ein Keuchen übergeht. In trockener Luft sind die Beschwerden viel geringer als in feuchter. Die Zahl und Tiefe der Athemzüge zu messen, hat seine großen Schwierigkeiten, wenn die Veränderungen nicht sehr hervorstechend sind, da diese Function so wechselnd ist und durch Hinwendung der Aufmerksamkeit verändert wird. Die stets vorhandene Unregelmäßigkeit des Athemholens vermehrt noch die Unsicherheit des Urtheils. Mehr als diese Schwierigkeiten sind wohl die Verschiedenheiten in den Verhältnissen, unter denen die Beobachtungen gemacht wurden, Ursache an dem Mangel an Uebereinstimmung zwischen den Beobachtern. Fordyce fand bei einer Hitze von 39 — 70° R. und darüber wenig Veränderungen in der Zahl der Athemzüge; ebenso konnte Oesterlen bei vier Individuen von 20 — 25 Jahren, die sich während des Sommers in einer Stube, deren Wärme 50° betrug, aufgehalten hatten, keine Beschleunigung beobachten. Auch im russischen Dampfbade haben Andere die Athemzüge selten häufiger und dabei nicht kürzer gefunden. Edwards erklärt ebenfalls, daß in einer gewissen Breite der Wärme das Athemholen seine normale Häufigkeit beibehält, nimmt aber für höhere Wärmegrade eine Beschleunigung an, die auch Delaroche und Berger bei Thieren in einer Wärme von 40 — 50°

Digitized by Google

beobachteten. Die Kälte soll, wie gewöhnlich angegeben wird, das Athemholen seltner und tiefer machen, nach andern Angaben aber rascher (namentlich Legallois fand dies), kleiner und unregelmäßig, mit Seufzen und Gähnen verbunden. Daß von Zeit zu Zeit tiefere Athemzüge in der Kälte erforderlich sind, wird man aus eigener Erfahrung wahrscheinlich wissen. Edwards beobachtete ebenfalls bei warmblütigen erwachsenen Thieren eine Beschleunigung der Athemzüge in der Kälte, in feuchter Kälte eine stärkere als in trockener; doch fügt er hinzu, daß auch eine Verlangsamung hervorgebracht werden könne, da die Beschleunigung ihre Gränzen habe und die Wirkung der Kälte nach ihrer Intensität und nach der Constitution des Individuums verschieden sei, und wenn Erschöpfung der Kräfte erfolge, so verlangsame sich auch das Athemholen. Vierordt hat in seinen schönen Untersuchungen über das Athmen auch auf die Wirkung der Temperatur geachtet und theilt eine Tabelle mit, in welcher er den Einfluß der Tageszeit auf diese Function durch eine Berechnung eliminirt hat. So verdienstvoll diese Arbeit auch ist, so werthvoll auch die Ergebnisse sind, die er aus dieser Tabelle ableitet, so lassen diese Versuche, deren Resultate im Einzelnen oft gar nicht übereinstimmen, noch Manches zu wünschen übrig. Ich will nicht in Anschlag bringen, daß nicht auch der Einfluß der Jahreszeit berichtigt ist, daß der Grad der Einwirkung der Temperatur auf die Haut nach der Kleidung nicht angegeben ist, da ich nicht glaube, daß hierin die Ursache der Verschiedenheit der Ergebnisse hauptsächlich zu suchen ist, sondern es scheint mir erstens besonders hervorzuheben zu sein, daß der Beobachter nicht immer in gleicher Lage bei der Beobachtung sich befand, das eine Mal sich vorher bewegt, das andere Mal sich ruhig verhalten hatte, das eine Mal in einer warmen Stube, das andere Mal in kalter Luft sich vorher befunden hatte. Denn wahrscheinlich nahm er sogleich den Versuch vor, nachdem er sich in das kalte Zimmer, in welchem der Apparat sich befand, begeben hatte, und seine Ergebnisse betreffen also mehr die augenblickliche Wirkung der Kälte als die anhaltende. Zweitens aber muß das Einathmen in einen Apparat, die Hinwendung der Aufmerksamkeit auf das Athemholen, abgesehen von einer gewissen Beeinträchtigung, die auch nach langer Uebung immer noch der vermittelst einer künstlichen Vorrichtung Athmende erfährt, die Schärfe der Ergebnisse etwas vermindern. Vielleicht wären bei größeren Differenzen der Luftwärme — Vierordt experimentirte nur zwischen 3 — 24° C. — auch die Erfolge constanter gewesen. Trotzdem sind die Leistungen, wie sie jetzt schon vorliegen, für uns höchst dankenswerth, wenn sie auch nicht völlig befriedigen. Vierordt folgert aus mehreren hundert Beobachtungen, daß mit zunehmender Wärme sowohl die Zahl als die Tiefe der Athemzüge und somit auch die Menge der innerhalb einer Minute eingeathmeten Luft sich vermindert. Mit jedem Grade (C.) nahm das Volumen der Luft bei jedem Athemzuge ungefähr um ½ Proc. ab, und in einer Minute um 1 Proc. Diese Folgerung zog er, indem er, seine Versuche in zwei Reihen trennend, die mittleren Werthe für jede Reihe berechnete. Da er selbst darauf Verzicht geleistet hat, zu bestimmen, in wiefern die Proportion eine gleichmäßig fallende ist, so unterlassen wir dies ebenfalls, sonst würden wir leicht zeigen können, daß keine Gleichmäßigkeit aus seinen Beobachtungen hervorgeht, sondern daß z. B. die vier höchsten Wärmegrade von einer Steigerung in der Zahl der Athemzüge und Menge der in einer Minute eingeathmeten Luft begleitet sind, und dagegen die beiden tiefsten sich durch geringe Zahlen auszeichnen, was ganz gegen das von ihm aufgefundene Gesetz spricht. Mit

Digitized by Google

dem Resultat dieser Versuche stimmt überein, was die Vergleichung des Baues der Menschen in den kalten und in den heißen Klimaten lehrt. Die Bewohner jener haben einen weiteren Brustkasten und entwickeltere Lungen. Dasselbe Verhältniß zeigt sich bei der Vergleichung der Thiere, sei es derselben Art, die sich über mehrere Zonen ausbreitet, sei es der verschiedenen Arten einer Gattung, von denen die eine in einer heißen, die andere in einer kalten Zone lebt. — Wichtiger als die Bestimmungen der Größe der eingeathmeten Luftmengen bei den verschiedenen Wärmegraden sind die der Werthe des aufgenommenen Sauerstoffs und der ausgeschiedenen Kohlensäure. Schon Lavoisier und Seguin haben mit dieser Untersuchung sich beschäftigt und das wichtige Ergebniß gefunden, daß in der Kälte mehr Sauerstoff aufgenommen wird als in der Wärme. Edwards bestätigte dies bei Meerschweinchen, die er einer hohen Wärme aussetzte; zugleich aber beobachtete er eine Vermehrung der ausgeschiedenen Kohlensäure. Vierordt maß nur die Menge der Kohlensäure und zwar innerhalb der oben bezeichneten Gränzen von 21° C. Sowohl relativ für eine bestimmte Menge der ausgeathmeten Luft, als auch absolut für eine bestimmte Zeit, vermindert sich, nach ihm, mit steigender Wärme die Ausscheidung; in jener Hinsicht aber verhältnißmäßig viel weniger stark als in dieser. Auf einen Grad C. berechnet, sinkt nämlich die relative Kohlensäure um 0,0183 Proc., und die in einer Minute ausgeathmete um 3,809 K. C., das ist etwa um 1½ Proc. Die Tabelle der Versuche zeigt hier wieder vielerlei unerklärliche Ausnahmen in der absteigenden Proportion. Versuche an Thieren über die Abhängigkeit der Respirationsgröße von der Temperatur haben in neuerer Zeit Letellier sowie Lehmann angestellt. Ersterer wandte Mäuse, Meerschweinchen, Zeisige und Tauben zu seinen Versuchen an. Die von den genannten Säugethieren bei 30—40° R. gebildete Kohlensäure betrug kaum halb so viel als die bei 0° ausgeschiedene; die Vögel lieferten schon bei 30° kaum die Hälfte von der bei 0° abgegebenen. Da bei 15—20° die mittlere Menge ausgeschieden wurde, so läßt sich auf ein gerades Verhältniß zwischen Wärme und Menge des Gases schließen. Nach Lehmann nahm bei Kaninchen und bei Vögeln (Feldtauben und Zeisigen) in trockener Luft, ganz in Uebereinstimmung mit den Angaben des französischen Beobachters, die Menge der Kohlensäure mit der Wärme ab; sie betrug nämlich, wenn man für 30° C. dieselbe berechnet, bei Feldtauben gerade die Hälfte von der bei 0° gebildeten. Geringer zeigte sich verhältnißmäßig die Verminderung bei den Kaninchen. Merkwürdiger Weise verhielt sich das Athmen in feuchter Luft ganz anders; es nahm bei steigender Wärme (von 17,5—37°,5) nicht ab, sondern beträchtlich zu. Ganz besonders auffallend erschien diese Zunahme bei den Vögeln. Bei 37° war die Menge der Kohlensäure auf 1000 Theile Körpergewicht berechnet für die Feldtauben in trockener Luft 4,469, in feuchter 7,176, für die Kaninchen 0,451 und 0,677. Es hatte also Edwards, der keineswegs trockene Luft den Meerschweinchen zuleitete, ganz richtig die Zunahme der Menge der Kohlensäure behauptet, und es steht zu erwarten, daß der andere Theil seiner Behauptung, welcher nur eine Bestätigung der Angaben der berühmten älteren genannten Chemiker enthält, die Menge des verschluckten Sauerstoffs werde vermindert in hoher Wärme, ebenfalls durch directe Versuche bestätigt werden wird. — Die Ursache der Verschiedenheit, welche sich in der Ausscheidung der Kohlensäure nach dem Wassergehalt der Luft findet, liegt ohne Zweifel in der großen Verwandtschaft, welchen die Kohlensäure zum Wasserdampf hat. — Die Farbe des Bluts steht mit diesen über das

Digitized by Google

Athmen in verschiedenen Temperaturgraden gemachten Erfahrungen in völliger Uebereinstimmung. Crawford hat zuerst beobachtet, daß in hoher Wärme (in einem Bade von 35—36° R.) das Venenblut der Thiere eine hellrothe Färbung zeigt, und in der Kälte statt dessen eine abnorme dunkle; und J. Davy bemerkte, daß, während in der Kälte der Farbenunterschied beider Blutarten größer sei als sonst, das venöse Blut nämlich dunkler und das arterielle heller, derselbe in der heißen Jahreszeit auf Ceylon sich viel schwächer als in mittlerer Temperatur erweise. Auch in unserem Klima habe ich diese Beobachtung sehr oft an Schafen bestätigt gefunden. Es läßt sich dieselbe sehr gut aus den angeführten Ergebnissen der Untersuchungen über das Athmen erklären. — Daß die Gase, besonders das kohlensaure, je höher die Wärme, in desto geringerer Gewichtsmenge von einer Flüssigkeit absorbirt werden, was J. Davy von dem Blute direct zu erweisen suchte, giebt noch keinen genügenden Aufschluß über die Ursache, aus welcher das Athmen durch die Wärme beschränkt wird, denn die Wärme des Bluts zeigt nach den Jahreszeiten nur so geringe Verschiedenheiten, daß auf diesem Wege das Absorptionsvermögen nicht merklich verändert werden könnte. Anders ist es freilich bei Einwirkung sehr hoher Wärme; diese vermöchte schon eher die Aufnahme des Sauerstoffs etwas zu beschränken, und noch mehr die Absonderung der im Blute gelösten Kohlensäure zu befördern. Die helle Röthe des Venenbluts in der Wärme läßt sich nicht daraus herleiten, daß die Kohlensäure in den abnorm erwärmten Theilen, namentlich in der Haut und in den Gliedmaßen, weniger leicht von dem Blut aufgenommen wird, denn sonst müßte in dem Parenchym eine große Anhäufung von diesem Gase entstehen. Dies ist aber schon aus dem Grunde nicht wahrscheinlich, weil nach Entfernung der Thiere aus dem heißen Medium noch längere Zeit hindurch die hellrothe Farbe des Venenbluts andauert. Am richtigsten scheint diese aus der großen Beschleunigung des Kreislaufes herzuleiten zu sein, welche sowohl die Aufnahme des Sauerstoffs, als auch die Bildung der Kohlensäure, aber keineswegs die Ausscheidung derselben aus dem Blute beschränkt. Indem eine ungewöhnliche äußere Wärme, besonders die eines Bades, eine Anfüllung der kleinen Gefäße in der Peripherie des Körpers und eine Verlangsamung der Blutbewegung in denselben veranlaßt, geht das arterielle Blut mehr, als sonst der Fall ist, unmittelbar in die Venen durch die Verbindungsäste über, ohne das Haargefäßsystem zu passiren, und erleidet deshalb im geringeren Grade die Farbenveränderung, welche durch die Tränkung der Blutkörperchen mit Kohlensäure entsteht. Der Gaswechsel geschieht dann weniger mit Hülfe dieser Körperchen als sonst, also hauptsächlich nur vermittelst der Blutflüssigkeit, und die Aufnahme des Sauerstoffs ist wegen des mehr arteriellen Zustandes der Blutkörperchen in dem Blute der Lungenarterie vermindert. Da nun außerdem die kreisende Blutmenge wegen der Anfüllung der kleinen Gefäße geringer ist, so muß selbst bei Beschleunigung des Athemholens die Energie des Athmens durch die Einwirkung der Wärme abnehmen. Wo dagegen der Körper sich an ein heißes Klima gewöhnt hat, ist die Herzthätigkeit auch nicht mehr so abnorm gesteigert, und die Blutanhäufung in den kleinen Gefäßen geringer; dagegen erweitern sich dann die Venen sehr beträchtlich, das Blut verweilt länger in ihnen als bei mäßiger Wärme, und gewinnt dadurch eine übermäßig dunkle Farbe. Von solchem Aussehen soll das Venenblut der Eingeborenen in heißen Zonen sein. In Betreff des durch die Wärme beschränkten Farbenwechsels des arteriellen Bluts ist übrigens noch zu erinnern, daß aus demselben noch keineswegs folgt, der Gehalt an

Digitized by Google

Kohlensäure sei dann im Venenblut geringer als bei dunklerer Farbe desselben, denn die helle Farbe deutet zunächst auf weiter nichts hin als auf eine gehinderte Tränkung der Blutkörperchen mit jenem Gase. Diese bedarf aber eine gewisse Zeit, welche ihr in der Wärme wegen der vermehrten Schnelligkeit der Blutbewegung nicht gestattet wird; auch könnte ein Ueberschuß an nicht verbrauchtem Sauerstoffgase die Wirkung der in normaler Menge vorhandenen Kohlensäure auf das Blut hindern.

Wir dürfen nun aber nicht vergessen, daß nur die großen Abweichungen, welche hohe Grade von Hitze im Vergleich mit niederen Temperaturgraden in dem Austausch der Gase beim Athmen hervorbringen, in der Beschleunigung des Kreislaufes ihre Erklärung finden können, und daß schon geringe Temperaturverschiedenheiten, die noch nicht die Zahl der Herzschläge verändern, nach Vierordt, auf die Ausscheidung der Kohlensäure einwirken sollen. Ich kann hier nur auf die Behauptung dieses Schriftstellers, nicht auf dessen Tabelle mich berufen, denn diese giebt für die Wärme von 14 — 18° C. im Mittel gerade dieselbe Menge Kohlensäure auf die Minute als für die nächst folgenden fünf höheren Grade. So lange wir über die Thatsache selbst noch nicht Gewißheit haben, enthalten wir uns besser der Erklärung. Es fehlt auch noch darüber an Erfahrung, ob die Wärme, wenn sie auch die Zahl der Herzschläge unverändert läßt, doch nicht die Kraft des Herzens schwächt. — Es giebt aber noch andere Ursachen als die bisher erörterten, aus welchen sich die Verminderung der Intensität des Athmens durch die Wärme erklären läßt. Es sind dies diejenigen Ursachen, aus welchen Liebig ohne Erfahrungen über dies Verhältniß in Augen zu haben, mit Sicherheit auf die Vermehrung der Aufnahme von Sauerstoff in der Kälte schloß. Das größere Bedürfniß nach Wärme in der Kälte giebt sich außer durch die Wahl einer besser vor dem Verlust schützenden Kleidung durch Aufnahme einer größeren Menge von Nahrungsmitteln, und namentlich solcher, die reich an Kohlenstoff sind, zu erkennen. Diese erfordern aber zu ihrer Umandlung in ihre Zersetzungsproducte eine größere Menge Sauerstoff. Daraus folgt, daß die Absorption dieses Gases im Winter größer sein muß als im Sommer, und weil mehr Kohlensäure gebildet wird, auch die Ausscheidung desselben vermehrt sein muß. Legen wir diejenige Verschiedenheit in ihrer Menge, welche Vierordt für jeden Grad berechnet, zu Grunde, so muß ein Mensch bei 3° C. ungefähr 90 Grm. Kohlensäure in 24 Stunden mehr bilden als bei 23°; er würde diesen Verlust durch Verzehrung von etwa 14 Loth Graubrod, oder von 5 Loth Fett oder von einem Pfunde Fleisch (im rohen Zustande gewogen) zu ersetzen im Stande sein. Diese Annahme einer Vermehrung des Appetits im Winter übersteigt durchaus nicht die Angaben, welche die Erfahrung uns liefert, wie wir bald sehen werden. — Liebig folgert ferner die Nothwendigkeit einer größeren Aufnahme von Sauerstoff im Winter aus der Verdichtung, welche die Gase durch die Kälte erfahren. Bei gleicher Beschaffenheit des Blutes, das heißt bei gleichem Gehalt an Kohlenstoff, und also bei gleicher Absorptionsfähigkeit des Blutes, und ferner bei gleichem Volumen der in derselben Zeit eingeathmeten Luft muß, nach ihm, das Blut wegen verschiedener Ausdehnung der Luft, wenn es bei 0° in einem Tage 70 Loth Sauerstoff aufnimmt, bei 25° C. nur 65 Loth absorbiren. Da aber, nach Vierordt, die Gewichtsmengen der stündlich ausgeathmeten und also auch der eingeathmeten Luft in der Kälte zunehmen, so bedürfen wir nicht der Verdichtung der Luft, um die Vermehrung der Ausscheidung von Kohlensäure und der mit dieser auf die Dauer glei-

Digitized by

chen Schritt gehenden Aufnahme von Sauerstoff zu erklären; indessen, falls es wahr ist, daß auch der Procentgehalt der ausgeathmeten Luft an Kohlensäure sich vermehrt und demnach auch der des Sauerstoffs, so könnte freilich dies Verhältniß, was übrigens wenig beträchtlich ist, von der Wärme abhängig sein. Zu bedenken ist nur hiergegen, daß alle, auch die kalte, eingeathmete Luft in den Luftwegen erwärmt wird, und daß die Luft nicht tief in die Lunge eindringt. Daß jedoch der Unterschied der Luftwärme bis zu den Gefäßen der Lunge gar nicht seinen Einfluß erstrecke, ist nicht erwiesen.

Die große Beschwerde beim Athemholen in äußerst heftiger Kälte oder bei plötzlicher Einwirkung einer geringeren, läßt vermuthen, daß man hier eine Beeinträchtigung des chemischen Vorgangs finden werde, wenn hierüber einmal eine Untersuchung vorgenommen wird; in einem rein physikalischen Verhältniß die Ursache derselben zu suchen, dazu ist kein Grund vorhanden, wohl aber liegt es nahe, aus der Wirkung der Kälte auf die Athmungsmuskeln und Bronchialmuskeln, indem diese direct, jene durch Reflex in Krampf versetzt werden, so wie aus der Blutüberfüllung der Lungen wegen Rücktritt des Blutes aus den äußeren Theilen die Athmungsbeschwerden herzuleiten. Diese Störung des kleinen Kreislaufes ist auch die Ursache, weshalb alle Brustleidende sowie Herzkranke durch die Kälte so stark afficirt werden. Bei großer Kälte wird also die Recompensation unvollkommen und bei andauernder sinkt sie endlich so sehr, daß das Leben nicht mehr fortbestehen kann. Sobald nämlich durch Blutüberfüllung oder auch durch directe Einwirkung der Kälte die Thätigkeit der Nervencentren herabgesetzt wird, an welcher Herabsetzung zu allerletzt auch das verlängerte Mark Theil nimmt, sinken die Kräfte bis zum Scheintod, der bald in den wirklichen übergeht. — In großer Hitze, in welcher sich die Athmungsbeschwerden ebenfalls einstellen, strotzen die Lungen nicht minder voll Blut, denn das Herz schickt ihnen so viel zu, daß es durch die Athmungsbewegungen mit Mühe weiter befördert wird, und dabei werden die Bronchialendigungen erschlafft und ziehen sich wahrscheinlich nicht mit der nothwendigen Kraft zusammen, um die Erneuerung der Luft in ihnen hinreichend zu unterstützen. Bei längerer Fortdauer dieser Athmungsstörungen muß dann, obgleich die Erzeugung der Wärme vermindert wird, doch zuletzt der Tod erfolgen.

Die Thätigkeit des Herzens wird durch die Temperatur auf eine sehr auffallende Weise verändert. Es giebt kein Mittel, welches auf ein frisch ausgeschnittenes Herz in einem solchen Grade einen Reiz auszuüben vermag als die Temperatur. Die Contractionen dieses Organs werden durch höhere Wärmegrade stark beschleunigt, wenn sie ruhen, wieder hervorgerufen, so lange noch Reizbarkeit in dem Herzen überhaupt vorhanden ist, und dauern länger fort als in der Kälte. Je tiefer daher die Temperatur der Umgebung sinkt, desto mehr werden sie verlangsamt und desto eher verschwindet die Fähigkeit sie wieder hervorzurufen. Obgleich die Wärme zu dem Herzen eines lebenden Menschen oder größeren Säugethieres nur in einem sehr geringen Grade durch die Erwärmung des zum Herzen zurückkehrenden Blutes Zugang findet, und ihre Wirkung größtentheils eine mittelbare sein muß, so findet sich doch auch hier dieselbe Erscheinung wie bei dem ausgeschnittenen Herzen, eine Beschleunigung des Herzschlages durch die Wärme, die desto stärker ist, je höher diese. Nur dann, wenn nach großer Hitze eine allgemeine Depression sich einstellt, fängt das Herz wieder an seltener zu schlagen. Von den englischen Beobachtern, welche zuerst die Wirkung der hohen Temperatur zu prüfen versuchten, von Fordyce, Blagden und Dobson ist

Digitized by Google

dies bei einer Wärme von 39 — 101° R. beobachtet worden. Die höchste Zahl findet sich bei letzterem angegeben, nämlich 164 Schläge bei 79° statt 75 in mittlerer Temperatur. Die Steigerung bis auf 130 beobachtete der Erstere schon bei 39°,1. Geringere Steigerung fand Oesterlen unter den oben beim Athmen erwähnten Verhältnissen; nur um 12 — 20 Proc. nahm in einer Wärme von 50° die Zahl zu. Da die jungen Leute schon eine halbe Stunde sich in dem geheizten Zimmer aufgehalten hatten, so war wohl schon eine gewisse Accomodation und eine Schwächung der Wirkung durch den Schweiß eingetreten, was beides um so eher möglich war, als die Zeit des Versuchs gerade in den Sommer fiel. Durch die Gewöhnung an hohe Wärme scheint übrigens deren Wirkung auf den Puls nicht ganz aufgehoben zu werden, denn in heißen Klimaten soll derselbe etwas häufiger sein als in gemäßigten. So zeigt der Ochse in Louisiana, wo er schwer zu acclimatisiren ist, statt 35 — 46 Herzschläge, nach J. Smith, deren 68 — 75 und bei der geringsten Erregung 80. In einem sehr warmen Bade fehlt die Beschleunigung des Herzschlages auch nicht, aber es scheint, als ob dieselbe nicht so beträchtlich sei, wie sie sein müßte, wenn die Ursache derselben in der der Haut mitgetheilten Wärme läge. Ein Bad von 33°,6 beschleunigt, nach Berger, den Puls auf keine beunruhigende Weise, der 20 Minuten dauernde Aufenthalt in einem Bade von 39°,2 brachte, nach Becquerel und Breschet, den Puls nur auf 112 Schläge; und wenn im Sommer eine Luft von 27 — 28° die Häufigkeit des Herzschlages vermehrt hat, so mäßigt ein Bad von gleicher Temperatur dieselbe. — So gewiß es auch ist, daß eine Luft, die den Körper an Wärme übertrifft, die Zahl der Herzschläge verändert, so ungewiß ist es erstens, ob schon bei niedrigerer Wärme (von 0° — 20°) ein Unterschied der Temperatur auch einen Unterschied in der Thätigkeit des Herzens bedingt, und zweitens ob starke Kälte, so lange sie nicht feindlich auf das Leben einwirkt, die entgegengesetzte Wirkung wie die Wärme hervorbringt. In einem Versuche, wo wir uns aus einer mäßig kalten Luft plötzlich in ein stark (17 — 20°) geheiztes Zimmer begeben, besonders wenn wir uns vorher etwa bewegt haben, spüren wir freilich bald Herzklopfen, allein daß im Winter in einer Stube von 3° der Herzschlag seltner ist als im Sommer bei 19°, ist nichts weniger als erwiesen, sondern vielmehr nach Vierordt's Beobachtungen unwahrscheinlich. Derselbe untersuchte seinen Puls Winters und Sommers in einer Temperaturverschiedenheit von 2,4 — 19°,2 und konnte keinen Unterschied in der Zahl der Herzschläge finden, vielmehr ergab das Mittel für die Temperatur von 2,4 — 10,4° im Durchschnitt 72,93 Schläge und für die von 11,2 — 19°,2 nur 71,29 Schläge. — Kraft und Häufigkeit des Herzschlages gehen nicht immer gleichen Schritt, so auch namentlich nicht bei Einwirkung der Wärme. Der Puls wird zwar beschleunigt in der Hitze, aber er verliert an Kraft, während diese in der Kälte zunimmt, und da auch die contractile Faser der Arterie in der Wärme erschlafft, so wird er dabei weicher, und weil bei fortdauernder Einwirkung das Blut in den Venen sich anhäuft, leerer. Die Kälte setzt die Herzthätigkeit nur herab, wenn sie sehr heftig ist, und nur so lange, bis durch die Reaction der Puls sich wieder hebt. — Der Weg, auf welchem die Temperatur auf das Herz einen Einfluß auszuüben vermag, ist ein vielfacher. Der directe durch die verminderte oder erhöhte Wärme des von der Oberfläche des Körpers zurückkehrenden Venenblutes ist keineswegs der einzige; die übrigen bestehen in der Veränderung der dem Herzen zugeführten Blutmenge, je nachdem die Venen leer oder voll sind, in dem

Digitized by Google

Reflex von der Haut und in der Abhängigkeit des Herzschlages von dem Athemholen, das nach der Temperatur sich richtet. — Was nun die Frage anbelangt, ob die Wirkung der Temperatur auf die Herzthätigkeit die Fähigkeit des Körpers, in verschiedenen Temperaturen seine normale Wärmehöhe in den inneren Theilen und mit geringer Abweichung auch in den äußeren zu behaupten, unterstützt oder nicht vielmehr dieselbe beschränkt, so muß allerdings die Beschleunigung des Pulses in der Wärme von der einen Seite aus betrachtet sehr zweckwidrig erscheinen, weil die Herzcontraction ohne Zweifel Wärme erzeugt, und weil durch die vermehrte Zufuhr des arteriellen Blutes die Steigerung der Hautwärme, selbst bis zu einer unleidlichen Höhe, befördert wird, und ebenso muß in der Kälte die Verlangsamung des Pulses dieser Vorwurf treffen; indessen gewinnt von der anderen Seite die Sache ein ganz anderes Ansehen. Die Beschleunigung des Pulses ist eben so wenig ein Zeichen der vermehrten Herzkraft als die Verlangsamung ein Zeichen der verminderten; die Steigerung der unangenehmen Gefühle in der Haut hat auch ihre Vortheile, indem sie die Veranlassung wird, daß der Körper die durch den Instinct oder durch den Verstand gebotenen Mittel ergreift, sich gegen die bis zur Lebensgefahr sich steigernde Einwirkung zu schützen oder sich derselben ganz zu entziehen. In der Kälte folgt der Affection der Hautnerven, wenn die Lebensthätigkeit des Nervencentrums nicht zu sehr herabgesetzt wird, bald die Reaction im Herzschlag und im Athemholen. Die Anfüllung der peripherischen Blutgefäße in der Wärme vermindert die Stärke des Athmens, so wie die Entleerung derselben dieselbe zu erhöhen vermag, indem dort weniger, hier mehr Blut als sonst der Einwirkung des Sauerstoffes unterliegt. Je mehr Blut in der Haut circulirt, desto mehr Wärme muß dieselbe, wenn die Temperatur der Umgebung nicht die des Blutes übertrifft, abgeben, und je weniger durch sie hindurch geht, desto geringer muß der Verlust sein. Der größte Vortheil, den aber die Anregung der Herzthätigkeit in der Wärme hat, liegt darin, daß dieselbe eine wesentliche Bedingung zu der Entstehung des als Schutzmittel gegen die Wärme so wichtigen Schweißes ist.

Der Wechsel in der Menge und Art der Nahrung ist nun das unumgängliche Erforderniß, wenn auf die Dauer die Wärme des Körpers bei Wechsel der äußeren Temperatur sich gleich bleiben soll, indem durch ihn die Steigerung der Verluste in der Kälte, so wie die Verminderung in der Wärme wieder ausgeglichen wird. Dem Gehalt der Nahrung an festen verdaulichen Bestandtheilen entspricht im Allgemeinen auch die Stärke des Athmens, noch mehr aber entspricht sie dem Gehalt derselben an Kohlenstoff und Wasserstoff, und ganz besonders dann, wenn nur der gesunde Hunger und nicht die Gewohnheit das Maß der Nahrung bestimmt. Nun ist aber in der That im Sommer und in heißen Klimaten unser Appetit geringer als im Winter und in kalten Klimaten, der Instinct treibt uns dort zu wenig nahrhaften, säuerlichen Speisen, hier zu solchen, die reich an Kohlenstoff sind. Nach Liebig's Berechnung beweisen die Haushaltungsbücher unseres Landes im Großen den Unterschied des Appetits nach den Jahreszeiten, indem während des Winters $^1/_8$ mehr gegessen wird als im Sommer. Viel größer ist der von Barral an sich selbst bei 0,5 im Winter, und bei 20° C. im Sommer gefundene Unterschied in der Menge der genossenen festen Nahrung und dessen Gehaltes an Brennmaterial. In der kälteren Jahreszeit verzehrte er täglich 192,7 Grm. feste Bestandtheile mehr als in der wärmeren, und darunter befanden sich 101,3 Grm. C und 14,5 H. Nach Abzug der in dem

Digitized by Google

Urin und in den Fäces wieder gefundenen Stoffe ergab sich als aufgenommen in das Blut und somit verbrannt für jene Zeit ein Ueberschuß von 93,4 Grm. C und 13,2 H, durch welchen täglich 824720 Wärmeeinheiten mehr gebildet werden konnten als im Sommer. Auf Procente berechnet, findet man für die niedrige Temperatur 40,8 mehr an fester Nahrung, 38 an C, 34 an H und 35,7 an Wärme. — Thatsachen dieser Art liefern einen viel sicherern Beweis für die Recompensation des Wärmeverlustes mittelst der Nahrung als eine Vergleichung des Appetits verschiedener Nationen. Allerdings essen die Deutschen, Engländer und Scandinavier mehr als die Italiener und Spanier, und was ein Grönländer, nach Capitain Roß's Versicherung, ein Patagonier, nach der Angabe des Geistlichen Armes, binnen 24 Stunden zu verschlingen vermag, übersteigt beinahe alle Begriffe, aber auch in weniger kalten Zonen wohnende Völker, wie die Hottentotten, zeichnen sich durch ihre Gefräßigkeit aus, so wie auch die wohlhabenden Hindu und die Mexicaner spanischer Abstammung in einer Wärme von 20° R. ungeheure Portionen zu sich nehmen, während im Ganzen die Grönländer, nach Scharling's Behauptung, sehr mäßig leben. Und auch in unserem Lande richtet sich die Eßbegierde keineswegs stets nach dem Bedürfniß, sondern übersteigt meist dasselbe. Auffallend ist die Berechnung, welche der genannte dänische Chemiker mittheilt, der zufolge auf einer Reise nach Westindien die Schiffsmannschaft verhältnißmäßig mehr Kohlenstoff in der Nahrung verzehrt als auf einer Reise nach dem hohen Norden. So giebt es noch manche andere scheinbare Widersprüche, die daher rühren, daß die Menge der Nahrung, welche der Magen verlangt, mit welcher er zufrieden ist, noch durch viele andere Verhältnisse außer durch die Temperatur der Luft bestimmt wird. Wenn z. B. ein Huhn im Winter bei Zunahme der Kälte, statt nun, wie zu erwarten stände, mehr zu fressen, viel weniger verzehrt als sonst, so ist außer, daß es im Winter wegen Verminderung des Eierlegens einen geringeren Verlust an Substanz erleidet, hieran seine frühzeitige Rückkehr zur Schlafstelle Schuld. Im Zustande des Schlafes wird aber die Abgabe der Wärme beschränkt, und somit steht hier die Abnahme der Stärke des Athmens und das Nahrungsbedürfniß durchaus nicht mit der Behauptung, daß dieses sich nach der nöthigen Wärme richtet, in Widerspruch. Die Ruhe und Bewegung müssen auch bei dem Menschen die Wirkung der Wärme auf den Appetit beschränken. Es ist ferner sehr wahrscheinlich, daß in der Kälte die Verdauungskraft befördert wird, daß von gleicher Nahrung mehr Bestandtheile ausgezogen, ins Blut aufgenommen werden als in der Wärme. Freilich fehlen hierüber Untersuchungen, wie denn überhaupt die Analyse der Fäces noch sehr vernachlässigt ist, aber die Neigung zu gastrischen Beschwerden in der heißen Jahreszeit und in dem heißen Klima zeigt an, daß diese Function dann geringere Energie besitzt als sonst. Welche von den beiden Erscheinungen, die Veränderung in der Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und die des Appetits die primäre ist, läßt sich noch nicht bestimmen; jede von ihnen muß die andere zur Folge haben. — Nach Vierordt's Angaben nimmt mit jedem Grad (C.), den die Luft kälter wird, die Menge der ausgeathmeten Kohlensäure um $1\frac{1}{2}$ Proc. zu; falls wir nun im Winter nur $12\frac{1}{2}$ Proc. an Kohlenstoff mehr verzehren als im Sommer, so dürfte der Unterschied der Wärme beider Jahreszeiten nur $8\frac{1}{3}$° C. = $6\frac{2}{3}$° R. betragen. Dieser Unterschied ist freilich zu gering, allein es ist auch zu bedenken, daß sich die angenommene Zunahme des genossenen Brennstoffes auf das ganze Winterhalbjahr bezieht, und dann

daß wir nicht den ganzen Tag in der Kälte uns aufhalten, sondern meist in einem geheizten Zimmer. Würden wir im Winter einen Tag über stets in einer Temperatur von 3° R. verweilen, so müßten wir derselben Annahme zufolge 30 Proc. mehr verzehren als im Sommer bei 18°, um den Verlust an Kohlensäure durch die Nahrung zu ersetzen. — Der Instinct fordert uns auf, im Sommer viel und besonders kalt zu trinken, dadurch ersetzen wir den Verlust durch die Haut, vermehren die starke abkühlende Verdampfung auf der Haut und geben außerdem an das Wasser, mag es durch die Haut oder durch die Nieren wieder ausgeschieden werden, einen gewissen Theil der gebildeten Wärme ab. Am größten ist die Neigung zu sauerem Getränk, zu solchem also, von welchem behauptet wird, daß es die aufgeregte Thätigkeit des Herzens mildere, Schweiß befördere und die Verdauungskraft herabsetze. — Eine letzte Naturhülfe gegen die Wärme besteht in der Ausleerung größerer Mengen derjenigen Absonderung, welche reich an verbrennbaren Bestandtheilen ist und welche Liebig als das hauptsächlichste Brennmaterial des Blutes ansieht, in der Ausleerung größerer Mengen von Galle. Es ist dies außer dem Schweiße die einzige Secretion, welche durch die Wärme vermehrt wird. Im tropischen Klima kommen die übermäßigen Gallenausscheidungen während der großen Hitze als eine häufige Krankheit vor. Die Galle soll in der Wärme ferner auch gesättigter sein als in der Kälte.

Von dem Schutze zu reden, den wir in der Kleidung suchen, wäre ganz unnöthig. Die Natur giebt den Thieren in dem Winter einen dichteren längeren Pelz oder ein dichteres Gefieder, und der Mensch verdoppelt seine Kleidung. Diese, mag sie auch noch so günstig ausgewählt sein, verringert, aber hebt nicht völlig den größeren Verlust auf, den die starke Winterkälte in Vergleich mit der Sommerwärme hervorbringt, und wir bedürfen daher noch der directen Ersatzmittel. Auch dem Thiere ist der gewährte Schutz nicht genügend, und es sucht daher in Höhlen und anderen warmen Lagerstätten sich noch mehr gegen die Kälte zu schützen. — Für einige Zeit kann eine dichte Umhüllung auch gegen die Hitze schützen, wenn diese höher als die der Oberfläche ist, wie dies Versuche beweisen. — Der Grund, weshalb die Umziehung des Körpers der Thiere mit einer auf die rasirte Haut aufgetragenen Schicht eines schlechten Wärmeleiters die Wärme herabsetzt statt zu vermehren, liegt, wie man dies aus den Versuchen Fourcault's schließen kann, in der eintretenden Erschwerniß des Athemholens durch Blutstockung in den Lungen und in der bewirkten krankhaften Veränderung des Blutes.

Einige Zeit lang erhöht die Bewegung die Wärme, allein da sie mit einem größeren Aufwand von Brennmaterial verbunden ist, so kann ihr Nutzen nur ein temporärer sein und erfordert später einen um so größeren Ersatz durch die Nahrung.

Verminderung des Luftdruckes vermehrt nicht bloß die Verdampfung auf der Haut und auf der Schleimhaut der Luftwege und entzieht dadurch dem Körper größere Wärme, sondern steigert auch die Menge der Wärme, welche bei derselben Temperatur durch die Entwickelung der Dämpfe gebunden wird. Zugleich muß auch die Bildung der Wärme deshalb vermindert werden, weil die eingeathmete Luft auf demselben Raum weniger Sauerstoff enthält. Es muß die Kohlensäure zwar leichter aus dem Blute austreten, aber der Sauerstoff desto schwieriger von demselben aufgenommen werden. Der Frost, den wir auf hohen Bergen empfinden, und der eine wärmere Bekleidung nöthig macht, ist dieser Ursache zuzuschreiben, wobei aber auch der größeren Kälte der Luft Rechnung zu tragen ist, deren Einwirkung um

Digitized by Google

so empfindlicher sein muß, wenn durch die vorausgegangene Anstrengung Schweiß hervorgerufen war. Ist die Temperatur sehr hoch, so erfolgen nur Athmungsstörungen ohne Frost. Ueber die Abnahme der Wärme durch Verdünnung der Luft sind die Angaben nicht übereinstimmend, so wie auch auf der anderen Seite nicht ausgemacht ist, wie bei einer und derselben Temperatur sich mit der größeren Verdünnung der Luft die Größe des Athmens verändert, so daß die Frage, ob unter diesen Verhältnissen eine Recompensation erfolgt, und ob, wenn dies der Fall ist, sie durch eine Veränderung des Athemholens bedingt ist, nicht mit Bestimmtheit entschieden werden kann. Legallois hatte bei Thieren in verdünnter Luft die Wärme sinken gesehen, J. Davy wollte an sich auf hohen Bergen dieselbe Beobachtung gemacht haben, aber Breschet und Becquerel behaupten, daß wenigstens oben auf dem St. Bernhard die Wärme des Körpers nicht geringer sei als unten im Thale. Da die Beschleunigung des Athemholens und Herzschlages nach Anstrengungen noch sehr lange Zeit hindurch fortdauert, so können die während eines kurzen Aufenthalts auf hohen Bergen angestellten Messungen nicht viel Werth haben. Nach Vierordt werden die Athemzüge mit dem Sinken des Barometers bei einer Temperatur von 13 — $15\frac{1}{2}^0$ R. kleiner und seltner, die Gesammtmenge der ausgeathmeten Luft vermindert sich, der relative Gehalt an Kohlensäure in derselben steigt, aber die absolute Menge dieses Gases fällt. Letzteres ist jedoch bei einer Temperatur von $6\frac{1}{4}$ bis $7\frac{1}{3}^0$ nicht der Fall. In Versuchen bei Thieren hatte Legallois in verdünnter Luft eine verminderte Aufnahme von Sauerstoff gefunden, und nach Lehmann sank die Ausscheidung von Kohlensäure mit dem Barometerstande. Versuche dieser Art, die rasch eine große Veränderung der Functionen hervorrufen, und nur von kurzer Dauer sind, können jedoch nicht darüber entscheiden, wie anhaltende Einflüsse von geringerer Kraft wirken. Aus dem größeren Appetit, den der Aufenthalt auf hohen Gebirgen herbeiführt, sollte man einen stärkeren Umsatz bei verdünnter Luft vermuthen. — Die Schnelligkeit des Kreislaufes scheint, so weit die Beobachtungen über die Zahl der Herzschläge einen Schluß erlauben, im Anfange bei Verdünnung der Luft sich zu vermehren, aber bei anhaltendem niedrigen Barometerstande keineswegs in dieser Veränderung zu verharren.

Nicht bloß der Wechsel der äußeren Temperatur, sondern auch der Wechsel in den einzelnen Functionen des Körpers, namentlich die Schwankungen in der Energie des Athmens, des Kreislaufes und die Unterbrechungen und Ungleichmäßigkeiten in der Verdauung und in der Muskelbewegung müßten die Höhe der Eigenwärme fortwährend verändern, wenn nicht ebenfalls bei letzteren Einflüssen eine Recompensation einträte. Wenn diese auch, wie oben gezeigt wurde, keineswegs eine vollständige ist, so ist ihr Vorhandensein doch unbestreitbar. Gewissen, nicht von der Umgebung bedingten Schwankungen ist die Eigenwärme beständig unterworfen, allein dieselben zeigen sich nur höchst gering in den inneren Theilen des Körpers im Vergleich mit den äußeren. Und gerade der nicht unbeträchtliche Wechsel in der Wärme der Peripherie, namentlich der Gliedmaßen ist es, der auf die schon oben bezeichnete Weise den lebenswichtigen Theilen zum Vortheil gereicht, und deren Wärme reguliren hilft, indem durch ihn der Gesammtverlust der Wärme des Körpers bald beschränkt, bald vermehrt wird. Je mehr Wärme im Körper erzeugt wird, desto mehr Blut treibt das Herz zur Peripherie und zu den Gliedmaßen, desto mehr werden diese Theile erwärmt und desto mehr Wärme können sie ausstrahlen, und reicht diese Abgabe nicht aus,

Digitized by

so stellt sich der stark abkühlende Schweiß ein. Zugleich helfen wir durch Entfernung der warmen Kleidung und durch verstärkte Erneuerung der uns umgebenden Luftschichten nach. Sinkt die Bildung der Wärme, so erkalten die Gliedmaßen und der Verlust mindert sich. Dabei wirkt dann die Affection der Hautnerven so wie der erschwerte Kreislauf erregend auf das Athemholen zurück. Die Beschleunigung des Athemholens erzeugt nun die Begierde zur vermehrten Aufnahme von Nahrung, und falls diese nicht gereicht wird, so fährt der aufgenommene Sauerstoff dennoch fort auf Kosten der Bestandtheile des Blutes, das sich durch Aufnahme der festen Bestandtheile des Körpers, namentlich des Fettes ersetzt, die nöthige Wärme zu bilden, wobei denn freilich Zeiten eintreten, in denen durch Sinken des Athmens auch die Folge des mangelhaften Brennmaterials sich bemerkbar macht. Zugleich suchen wir durch warme Bedeckung, und so lange die Kräfte reichen, durch Bewegung der ungenügend sich bildenden Wärme nachzuhelfen. — Bei der activen Bewegung des Körpers wird der Umtrieb des Blutes und das Athemholen gesteigert; dadurch und in geringerem Grade durch die Muskelcontractionen selbst muß Wärme mehr als in der Ruhe erzeugt werden, und zwar um so mehr, je weniger der Körper an Bewegung gewöhnt ist. Eine übermäßige Anstrengung stört die Umwandlung des Blutes und muß weniger erhitzen als eine mäßigere. So lange die Bewegung dauert, liegt in der fortwährenden, nach der Schnelligkeit des Ortswechsels stärkeren oder schwächeren Erneuerung der Luftschichten, welche den in der Oberfläche wärmer gewordenen Körper umgeben, eine sehr wirksame Ursache der Abkühlung, die durch die verstärkte Verdunstung des Schweißes noch gesteigert wird. Nach längerer Zeit, nachdem die Bewegung schon aufgehört hat, dauert ihre Wirkung auf den Puls und das Athmen an, jener bleibt nach einem raschen anhaltenden Gange oft noch stundenlang um 10 — 15 Proc. vermehrt (Oesterlen), und die Lunge scheidet auch selbst bei normaler Zahl der Athemzüge noch einige Zeit lang in einer Minute noch 16,4 K″ mehr Kohlensäure aus als in der Ruhe (Vierordt). Da nun die Abkühlung durch die Luft nicht mehr so groß als vorher ist, so tritt die erhitzende Wirkung einer anstrengenden Bewegung oft erst nach deren Aufhören ein. — Im Schlaf sind alle Quellen der Wärme in einem minderen Grade thätig, und es macht sich deshalb ein größeres Bedürfniß nach Schutz gegen die Abkühlung durch die Luft bemerkbar, durch dessen Befriedigung der menschliche Körper seine Wärme bis auf eine geringe Abnahme auf der normalen Höhe erhält. Ist der Schutz nicht genügend, so erlaubt das Kältegefühl nicht das Einschlafen, hindert also instinctmäßig an der zu großen Herabsetzung der Temperatur. Nur wenn die Empfindlichkeit des Nervensystems, welche für die Erhaltung der Gesundheit und des Lebens wacht, herabgesetzt ist, wie dies durch den Genuß von Weingeist geschieht, kann der Schlaf sich einstellen, dessen nachtheilige und selbst tödtliche Folgen wahrscheinlich zum Theil der Verminderung der Wärme zuzuschreiben sind. Das Thier sucht zum Schlaf sich ein warmes Lager und schützt sich durch sein Zusammenkauern besser als der Mensch es vermag. — Die plötzlichen in den äußeren Theilen sehr auffallenden Wirkungen der veränderten Herzthätigkeit auf die Wärme sind in den inneren Theilen sehr wenig bemerkbar, und hängen nur von der vermehrten oder verminderten Zufuhr des Blutes ab. Tritt zu dem Blutmangel der Haut auch noch der Ausbruch eines Schweißes hinzu, wie bei der Angst vor dem Erbrechen, so kann auch bei verstärktem Athmen die Haut eine große Abnahme der Wärme zeigen.

Digitized by Google

Bei den Erklärungsversuchen der Veränderung der Wärme in Krankheiten pflegt man in der Regel nur in einer fehlerhaften Erzeugung der Wärme die Ursache der Erscheinung zu suchen, ohne darauf Rücksicht zu nehmen, daß eine Abweichung in der Abgabe derselben gleiche Wirkungen hervorbringen muß. Ohne Zweifel wird künftig, wenn die Erwerbung des dazu nöthigen Materials den Pathologen in Stand setzen wird, die Entstehungsweise der abnormen Wärme mit Sicherheit anzugeben, die Unrichtigkeit des bisherigen Verfahrens klarer werden, als wir sie jetzt zu beweisen vermögen. Es steht indessen noch sehr dahin, ob auch die vollkommenste Kenntniß der Einnahme und Ausgabe jemals hinreichen werde, durch die gezogene Bilanz die krankhafte Wärme in allen Krankheiten genügend aufzuklären. Wenn bloß der Ueberschuß der erzeugten oder abgegebenen Wärme die Abweichung herbeiführte, so müßte doch, falls nicht von Zeit zu Zeit die Wärme immer wieder zu der normalen Höhe zurückkehrt, dieselbe entweder in einem steten Fallen oder Steigen begriffen sein. Es giebt nun allerdings Krankheiten, in denen die Wärme nur zeitweise von der Norm abweicht und nach einigen Stunden die Schwankung überwunden hat, und es giebt andere, in denen die Hitze allmälig zunimmt oder abnimmt, bis das Leben erlischt, allein in anderen bewahrt sie Tage lang ihren regelwidrigen Stand. Sieht man davon ab, daß die lediglich in den äußeren Theilen gemessene Wärme vielleicht nur in diesen und nicht in den inneren Theilen diese Eigenthümlichkeit zeigt, so ist die Erklärung derselben gar nicht möglich, ohne daß man annimmt, es bleibe sich die Einnahme wie die Abgabe gleich, und nur der Regulirungspunkt sei krankhafter Weise verändert worden. Es ist nun sehr gut denkbar, daß selbst ohne Steigerung oder Verminderung der erzeugten Wärmemenge eine solche Abnormität zu Stande käme. Ohne Beachtung der Thätigkeit des Nervensystems wird man schwerlich auf eine genügende Weise das längere Bestehen einer Wärmeveränderung erläutern können, und es ist klar, daß die Abweichung in jener Thätigkeit für diesen Fall dann noch anderer Art sein muß, als da, wo bloß die der Gesundheit angehörende Ausgleichung zwischen Erzeugung und Abgabe der Wärme verloren gegangen ist. Das nächste Erforderniß also, um zu einer Einsicht in die Pathogenie der krankhaften Hitze oder Kälte zu gelangen, wäre demnach außer der Erforschung der Wärme der inneren Organe eine hinreichende Kenntniß von der Menge der erzeugten und abgegebenen Wärme. Die bis jetzt vorhandenen Thatsachen sind noch höchst ungenügend, die Wärme ist nur in äußeren Theilen gemessen, die Größe des Verlustes ist uns gar nicht bekannt, und die der Erzeugung kann meist nur aus sehr unvollständigen Untersuchungen über das Athmen vermuthet werden. Natürlich hat man bei den jetzigen Erklärungsversuchen, da die Bildung der Kohlensäure die vorzüglichste Quelle der Wärme ist, auch auf diese am meisten Rücksicht genommen. In dem Falle, daß wir schon wüßten, wie groß die Menge derselben in jeder Krankheit relativ zu dem Körpergewicht sei, könnte man einer Vergleichung der Stärke des Athmens mit der Wärmehöhe des Kranken nicht alle Beweiskraft abstreiten, da, wie wir vorher gesehen haben, allerdings meist auch bei sehr verschieden gebauten Organismen zwischen beiden Werthen ein gewisses Verhältniß existirt. Aber wie sind die Thatsachen beschaffen, auf die man fußt, um die Athmungsgröße der Kranken zu bestimmen? Es sind Sectionsbefund, Art des Athemholens, procentischer Gehalt an Kohlensäure in der ausgeathmeten Luft, sogenannte Capacität der Lungen, zu einer solchen Bestimmung noch keineswegs hinreichend, selbst nicht einmal zusammengenommen, ge-

Digitized by Google

schweige denn einzeln. Das Schlimmste von allem ist dabei, daß, wo Beobachtungen über das Athmen vorhanden sind, gleichviel mehr oder minder vollständig, dieselben mit sehr seltenen Ausnahmen nicht diejenigen Kranken betreffen, an denen die Wärmemessungen angestellt sind. Beide Untersuchungen müßten aber, wenn sie beweisend sein sollen, zu derselben Zeit an demselben Kranken geschehen. Ebenso darf man auch nur mit der äußersten Vorsicht das Ergebniß der Wärmemessungen eines Beobachters mit der Angabe des pathologischen Anatomen über den Sectionsbefund in Verbindung bringen. Bei dem Athemholen entscheidet die Zahl der Athemzüge nicht über die Energie des Athmens; die Untersuchung der sogenannten Lungencapacität vermittelst des Spirometers giebt über die Größe der gewöhnlichen Athemzüge noch viel weniger Aufschluß als über den gesammten Luftgehalt der Lungen nach dem Einathmen. Käme nun auch in einem und demselben Falle die Kenntniß der procentischen Zusammensetzung der ausgeathmeten Luft hinzu, so wäre auch dann noch der Schluß auf die Energie des Athmens des Kranken sehr gewagt; noch viel mehr aber würde dies der Fall sein, wenn nur die Angaben verschiedener Beobachter mit einander verbunden würden. Die Ausmessungen des Gehaltes der ausgeathmeten Luft an Kohlensäure, wie sie früher von Nysten, Malcolm, Macgregor und neuerdings in einer großen Ausdehnung von P. Hervier und Saint-Sager an vielen Kranken gemacht worden sind, zeigen, für sich allein genommen, bald eine Uebereinstimmung in der Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure mit der Höhe der Wärme, bald nicht. Wenn in einer Krankheit das Athmen äußerst häufig oder sehr tief ist, so kann, trotz einer relativen Verminderung der genannten Ausscheidung doch in der That eine absolute Vermehrung vorhanden sein, ebenso wie das umgekehrte Verhältniß möglich ist, wenn der Kranke nur sehr selten Athem holt. Die einzigen der Anforderung entsprechenden Bestimmungen über das Athmen in Krankheiten sind von Hannover und Scharling gemacht worden; ihre Zahl ist aber noch sehr gering. Auf 1000 Gewichtstheile des Körpers und auf 24 Stunden berechnet, werden nach ihnen 3,68 Th. Kohlenstoff in der Bleichsucht (mittleres Alter der vier Mädchen 20¼ Jahre) verbrannt, 2,96 in der Lungenschwindsucht bei Männern (mittleres Alter der drei Kranken 38⅔), 3,07 in derselben Krankheit bei Frauen (mittleres Alter der zwei Kranken 36) und 3,58 in der chronischen Bronchitis (mittleres Alter der beiden Männer 38 Jahre). Will man diese Zahlen mit dem Normal vergleichen, so ist man darauf hingewiesen, sich an das von Scharling bei Anwendung desselben Apparates Aufgefundene zu halten. Aber leider sind die Bestimmungen desselben höchst unvollständig, bestehen erstens nur aus den Ergebnissen von Versuchen an drei Erwachsenen, stehen zweitens unter sich gar nicht im Einklange (der 35jährige Mann verbrauchte 0,43 mehr als der 28jährige) und sind drittens, gegen die aller anderer Beobachter gehalten, zu gering ausgefallen, so daß man fast vermuthen sollte, es sei entweder in dem Kasten, worin sich die Personen befanden, noch ein Theil der Kohlensäure zurückgeblieben und nicht mit gemessen worden, oder es sei etwas Luft durch die Fugen des Apparats entwichen. Eine Vergleichung der Beobachtungsreihen an Gesunden und Kranken ergiebt nun erstens für die Bleichsüchtigen eine stärkere Athmungsgröße als bei dem gesunden 19jährigen Mädchen. Ist es zwar falsch, daß in dieser Krankheit, wie man früher behauptete, die Wärme gesunken sei, so ist doch über das Vorkommen des Gegentheils nichts bekannt. Möglich wäre es, daß die im Kasten eingeschlossenen Mädchen eine Aufregung ihres

Digitized by Google

reizbaren Herzens erlitten und häufiger als sonst geathmet hätten. Eine Abnahme der Ausscheidung der Kohlensäure findet sich dagegen bei den an der Schwindsucht leidenden Männern; unter denselben befand sich jedoch einer mit der Zahl 3,81, die das Normal nicht unbeträchtlich übertrifft. Da die Wärme der Schwindsüchtigen nicht zu jeder Zeit abnorm erhöht ist, sondern nach dem Stadium der Krankheit und der Tageszeit sich richtet, so müßte zugleich die Wärme jener Kranken von den Beobachtern angegeben sein, damit ein Schluß aus ihren Ergebnissen für den Zusammenhang des Athmens mit der Wärme erlaubt wäre. Gewiß hat man den Versuch angestellt zu der Zeit, in welcher das Fieber nachgelassen hatte, wahrscheinlich hat die Einsperrung in einem Kasten dem Brustkranken Athmungsbeschwerde gemacht, und ich glaube deshalb nicht, daß wir auf diese Versuche mehr Werth legen dürfen, als auf die Thatsache, daß in der Schwindsucht trotz guter Verdauung das abgelagerte Fett verzehrt wird, und der Körper zum Skelett abmagert, und zwar gerade zu derjenigen Zeit, zu welcher die Wärme des Körpers am meisten gesteigert ist. — Werfen wir nun auch noch einen Blick auf andere Krankheiten, so wird Niemand in Abrede stellen, daß in der Blutarmuth, in der Blausucht und in der Zellgewebsverhärtung der Neugeborenen, eine Störung des Athmens die Kälte des Körpers bedinge. Von der Ohnmacht und von der Asphyrie braucht hier natürlich gar keine Rede zu sein. In der Cholera hat neuerdings Doyère die Abnahme der Bildung von Kohlensäure nachgewiesen. In dem entzündlichen Fieber ist die Kohlensäure in der ausgeathmeten Luft relativ vermehrt, und die große Abmagerung, die sich sogar nach einem eintägigen Fieber bemerkbar macht, die vermehrte Ausscheidung der Rückstände des verbrannten Proteins durch den Harn lassen eine erhöhte Verbrennung vermuthen. Für Lehmann's Beobachtung, nach welcher in den vier der Entzündung nachfolgenden Tagen bei den Kaninchen die Bildung von Kohlensäure sich minderte, fehlt leider die Vergleichung mit der Wärme zu jener Zeit. Kommt zu einem entzündlichen Fieber noch eine Trockenheit der Haut und die Bettwärme hinzu, so erreicht zuweilen, wie beim Scharlach, die Wärme den höchsten Grad, der mit dem Leben verträglich ist. Jeder Schweiß mindert die Fieberhitze; für ihn bieten die Waschungen nur einen unvollständigen Ersatz. In der Lungenentzündung, in welcher im Widerspruch mit der zu vermuthenden Abnahme der Verbrennung die Wärme erhöht ist, pflegt im Anfange die Haut trocken zu sein. Im Typhus fehlt es ebenfalls, außer in den kritischen Zeitpunkten, an der Hautausdünstung, die schon deshalb verringert sein muß, weil die Kranken wenig trinken und ihr Blut wasserarm ist. Die lebhafte Zersetzung in dieser Krankheit wird durch die Beschaffenheit des Harns bezeugt, der für 24 Stunden mehr Harnstoff und Harnsäure liefert als in der Gesundheit. Die Erhöhung der Wärme in allen heftigen Schmerzanfällen erklärt sich sehr einfach aus der gleichzeitig vorhandenen Beschleunigung des Athemholens und des Herzschlages. — Doch ich will aufhören den Weg weiter zu verfolgen, auf dessen Unsicherheit ich vorher hingewiesen habe, und nur noch darauf aufmerksam machen, daß man sich aus dem Vorkommen eines hellrothen Venenblutes in Krankheiten keinen Schluß auf das Athmen erlauben dürfe, da diese Erscheinung nur beweiset, daß mehr Sauerstoff bei dem Athmen aufgenommen werde, als zur Verbrennung nöthig ist. Daß die Beschleunigung des Kreislaufes diese Wirkung hat, habe ich vorher zu zeigen versucht, und Scharlach, Kroup und acuter Rheumatismus bestätigen diese Ansicht. Außerdem trägt Blutarmuth, bei welcher die Haargefäße verhältnißmäßig

Digitized by Google

weniger Blut empfangen, zur helleren Röthung des Venenblutes bei, und in diesem Falle findet sich, wie Papillaud bewiesen hat, stets mit der genannten Blutbeschaffenheit Abnahme der Wärme verbunden. — Die Erklärung der örtlichen Abweichungen der Wärme in Krankheiten liegt in dem, was über den Einfluß des Kreislaufes oben gesagt ist. Ob noch andere Ursachen als die Veränderung der Zufuhr oder der Ableitung des Blutes hier wirksam sein können, ist ebenfalls schon besprochen worden.

Ursachen der Verschiedenheit der einzelnen Organismen in der Wärme und in der Fähigkeit dieselben unter verschiedenen Verhältnissen zu bewahren. — Es liegt zur Zeit noch durchaus außerhalb der Gränzen des Erreichbaren, zu erklären wie alle die mannichfaltigen Verschiedenheiten der Thiere in der Höhe und in der Gleichmäßigkeit ihrer Wärme zu Stande kommen. Am allerwenigsten vermögen wir Auskunft darüber zu geben, warum bei den warmblütigen Thieren die Wärme gerade in die engen Schranken zwischen 30 und 34° R. eingeschlossen ist, warum bei der einen Klasse derselben sie nur höchstens bis 32 und bei der anderen bis 34° und selbst 35° steigt, und warum zwischen den einzelnen Ordnungen und Gattungen derselben Thierklasse wieder constante Unterschiede in der Wärmehöhe vorkommen. Wir sind genöthigt auf eine ursprüngliche Einrichtung uns zu berufen, nach welcher der eine Körper bis auf diesen, der andere bis auf jenen Grad durch die ihm einwohnende Wärmequelle erwärmt wird, ehe die Wärmeverluste eine solche Stärke erreichen, daß sie eine größere Anhäufung von Wärme im Körper nicht mehr möglich machen. Doch besteht die Regulirung der Wärme, welche in den einzelnen warmblütigen Thieren eine verschiedene ist, nicht bloß in der Aufrechthaltung eines bestimmten Verhältnisses des Verlustes zur Erzeugung der Wärme, sondern auch darin, daß diese selbst bei einer gewissen Wärme abnimmt und die fernere Steigerung der Körperwärme verhindert. Es greift somit der Mechanismus verschiedener Functionen so in einander, und dieselben reguliren sich gegenseitig der Art, daß das Resultat stets fast immer dasselbe ist, und die dem Körper von der Natur bestimmte Wärmehöhe bei der gewöhnlichen Temperatur und in der Gesundheit nicht überschritten werden kann. Wir können demnach nicht aus der Stärke des Athmens und der Herzthätigkeit oder aus der Größe des Verlustes durch die Haut die Verschiedenheit in der Wärmehöhe der Thiere herleiten. Allerdings haben die wärmeren Thiere auch meist ein stärkeres Athmen oder sind besser geschützt durch ihre Bedeckungen, allein es wäre ein Irrthum, nun zu sagen, daß die Vögel oder die Maus wegen der großen Menge Kohlenstoff, die sie verbrennen, wärmer seien als andere Thiere, oder daß das Schwein seinem Fettpolster, das Schaf seiner dichten Wolle ihre höhere Wärme verdanken. Ebenso wie es Schafracen mit dünnerer und andere mit dichterer Umhüllung giebt, und einige Hunde dichte und lange, andere dagegen dünne und kurze Behaarung besitzen, und demungeachtet die mittlere Wärme bei den einzelnen Individuen stets die der Thierart eigenthümliche ist, und wie bei Menschen eine dickere Bekleidung die Wärme der inneren Theile nicht zu erhöhen vermag, so kommen wahrscheinlich auch in der Größe des Athmens Verschiedenheiten nach der Race vor, die auf die Wärme keinen Einfluß haben. Ja selbst durch den Versuch kann man das Verhältniß der verschiedenen auf die Wärme einwirkenden Functionen ändern, man kann den Thieren die Haare abrasiren, man kann die Blutmenge vermindern und doch bleibt entweder die eigenthümliche Wärmehöhe die ursprüngliche oder kehrt wenigstens zurück, wenn die Wärme-

Digitized by Google

erzeugung durch neue Einwirkungen, z. B. durch Bewegung gesteigert wird. Es läßt sich nicht durch Veränderung der Functionen bei einem Thiere auf die Dauer eine andere mittlere Wärme hervorbringen, als die ist, welche dem Mechanismus ihrer Regulirung entspricht. Es ist also nicht daran zu denken, daß wir erklären können, wie es komme, daß die mittlere Wärme der Thiere verschieden ist, wir vermögen nur eine Einsicht in den Zusammenhang der bei der Wärme Einfluß besitzenden Verhältnisse in so weit zu gewinnen, als wir erkennen, wie auf sehr verschiedene Weise die Größe des Verlustes stets mit der Größe der Wärmeerzeugung von der Natur in Einklang gebracht ist, so daß, obgleich bald die Bildung der Wärme durch die äußeren Einflüsse verstärkt oder geschwächt wird, bald die Verluste vermehrt oder vermindert werden, doch das Resultat dasselbe bleibt. Bei den einzelnen Thieren findet sich nun aber eine große Verschiedenheit in der Fähigkeit, denselben Wärmegrad unter den verschiedenen Verhältnissen, sei es unter den normalen oder den abnormen, zu behaupten, wie bei Einwirkung der Kälte und Wärme und während des Schlafes. Die nächste Ursache der Verschiedenheit läßt sich zwar gewöhnlich darin finden, daß das Athmen nicht mit der äußeren Temperatur in einem umgekehrten Verhältnisse steigt und fällt, und daß es bei einigen Thieren im Schlaf sich mehr vermindert als bei anderen; aber was diesen Unterschied, außer einer Verschiedenheit in der Thätigkeit des Nervensystems, noch ferner begründen hilft, sind wir meist, selbst nicht einmal mit Hülfe von Vermuthungen, im Stande anzugeben. Wir müssen uns auf die einfache Annahme beschränken, daß das verlängerte Mark, durch welches der Uebergang der Gefühlseindrücke in Athmungsbewegungen vermittelt wird, und in welchem auch das Bedürfniß des Athemholens die diesem entsprechenden Bewegungen veranlaßt, einen verschiedenen Grad von Feinheit der Empfindung besitzt. Nur bei einigen Thieren kommen außerdem noch besondere Verhältnisse hinzu, die das Widerstandsvermögen der Wärme nach der einen oder der anderen Seite hin besonders verstärken oder schwächen.

Obgleich nun die eigenthümliche Wärmehöhe des Körpers, mag sie eine stets gleiche oder eine schwankende sein, nicht als Maßstab der überhaupt in demselben entwickelten Wärmemenge gelten kann, da sie außer dieser durch die Größe der Wärmeabgabe bedingt wird, und bei sehr verschiedener Stärke der Oxydation in zwei Thieren dieselbe sein kann, so läßt sich doch nicht verkennen, daß im Ganzen eine gewisse Uebereinstimmung zwischen beiden Functionen herrscht. Fassen wir hierbei nur die zwei großen Abtheilungen der Thiere, die warmblütigen und kaltblütigen ins Auge, so ist leicht erklärlich, weshalb bei diesen das geringe Athmen den Körper nicht erwärmt, vergleichen wir aber die warmblütigen unter sich, so hat unsere Einsicht ihre Gränze, denn daß z. B. die Vögel mit einem stärkeren Athmen als die Säugethiere auch eine höhere Wärme des Körpers verbinden müssen, vermögen wir nicht zu beweisen.

Dies sind also die allgemeinen Gesichtspunkte, die stets im Auge zu halten sind, wenn wir jetzt zu der Betrachtung des Einzelnen übergehen. — Bei den warmblütigen Thieren ist die mittlere Wärmehöhe eine ziemlich constante, den kaltblutigen fehlt eine solche, es geht ihnen also das Recompensationsvermögen entweder gänzlich oder größtentheils ab. Zwar richtet sich der Verlust bei ihnen zum Theil nach dem Wärmegrade des Körpers, aber statt daß die Erzeugung der Wärme bei Steigerung der Wärme des Körpers sich vermindern sollte, wie bei höheren Thierklassen, nimmt sie viel-

Digitized by Google

mehr gewöhnlich noch zu, und vermindert sich dagegen mit der sinkenden Wärme des Körpers. — Daß in der mittleren Temperatur des umgebenden Mediums die kaltblütigen Thiere so wenig Wärme haben, ist hauptsächlich die Folge ihres geringen Athmens. Die Ursache dieser Erscheinung liegt in ihrem seltenen Athemholen, in dem Bau ihres Athmungsapparates und in der unvollständigen Trennung der beiden Blutarten. Dabei ist die Blutmenge sehr gering und die Herzthätigkeit wenig entwickelt, das Bewegungsorgan des Blutes ist klein und schwach und zieht sich nur selten zusammen. Wo ein größerer Blutreichthum und ein kräftigeres Herz, da ist auch wie bei den Thunfischen eine höhere Wärme als bei den anderen Thieren derselben Klasse zu finden, und höchst wahrscheinlich ist auch dann das Athmen ein intensiveres. Nimmt die Wärme der Umgebung zu, so steigern sich alle Functionen, welche auf die Erzeugung der Wärme Einfluß haben, namentlich vermehrt sich die Athmungsgröße und die Zahl der Herzschläge, und es können die kaltblütigen Thiere dann in Hinsicht der Wärme, der Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und der Zahl der Herzschläge den warmblütigen Thieren gleich kommen. So ist es bei den Insecten, mehr oder weniger bei allen Evertebraten, und auch, wenn auch in einem geringeren Grade, bei den Wirbelthieren, wie bei den Fröschen, deren Athmen bei 32° R. siebenmal so groß ist als bei 1°. Dieser Zustand, welcher auch bei andauernder äußerer Wärme nicht lange anhalten könnte, da es auf die Dauer an Brennmaterial fehlen würde, wenn gleich mit der Wärme sich auch die Verdauungskraft dieser Thiere vermehrt, hört auf mit sinkender äußerer Wärme, theils weil nun die Verdampfung zu erkältend wirkt, theils weil nun der von der Haut ausgehende Reiz für die Steigerung der genannten Functionen nachläßt. Da ferner die Lungen der Amphibien bei dem Athmen ganz zusammenfallen, und also die Luft unmittelbar auf die Gefäße einwirkt, so muß bei diesen Thieren auch aus diesem Grunde der Einfluß der Temperatur sowohl unmittelbar auf die Wärme als auch mittelbar durch die Einwirkung auf die Blutbewegung in den Lungengefäßen sehr groß sein. Wäre die geringe Stärke des Athmens der kaltblütigen Thiere bloß die Wirkung der geringen Temperatur des Körpers, von der doch gewiß die Stärke der Verbrennung abhängt, so würde mit sinkender Temperatur die erlangte Wärme wenigstens doch noch längere Zeit anhalten. Brennmaterial zum Athmen können die kaltblütigen Thiere nur verhältnißmäßig wenig liefern, denn wenn sie auch auf einmal viel Nahrung zu sich nehmen, so ist doch ihre Verdauung langsam. — Die Verbrennung steht jedoch bei den kaltblütigen Thieren, und namentlich bei den Insecten, in keinem Verhältniß zu ihrer niedrigen Wärme, weil der Verlust bei ihnen verhältnißmäßig sehr groß ist. Daran ist vor allen bei den Insecten die geringe Größe Schuld. Sehr treffend sagt C. Bergmann, es mache schon die bloße Kleinheit der Thiere an sich unmöglich, daß zahllose kaltblütige Thiere, falls sie auch die Organisation der warmblütigen besäßen, so warm wie diese seien. Die Oberfläche, welche mit der äußeren Luft in Berührung kommt, ist nun bei keinem kaltblütigen Thier größer als bei den Insecten, in deren Tracheen die Luft eindringt, weshalb sie dann trotz des sehr entwickelten Athmens wenig eigene Wärme zeigen. Die kaltblütigen Wirbelthiere sind wegen ihres größeren Körperumfangs und ihrer verhältnißmäßig geringeren Größe der Oberfläche in dieser Beziehung besser gestellt als die Insecten, allein, außer daß ihr Athmen sehr gering ist, fehlt ihrer Haut der Schutz, den die Natur den warmblütigen Thieren gewährt hat; einige derselben haben sogar noch eine stets feuchte Oberfläche

Digitized by Google

und gleichen in der Stärke der Verdampfung den in der Luft lebenden Weichthieren. Diejenigen Thiere, welche in dem Wasser sich aufhalten, müssen an dieses noch weit mehr Wärme abgeben als Luftthiere. — Eine gewisse Recompensation gegen die Einwirkung der Temperatur des umgebenden Mediums ist jedoch vielen kaltblütigen Thieren nicht abzustreiten, ihre Wärme gleicht nicht immer der der Umgebung, und ist, wenn diese sehr hoch, bei manchen Thieren niedriger, wenn diese sehr gering, höher als dieselbe, so daß sie auch unter Null noch nicht erfrieren. Die Entziehung der Wärme durch die Verdunstung der Haut ist abhängig von der Temperatur der Umgebung, daher denn die Frösche auch von dieser Seite einer gewissen Recompensation sich erfreuen. Die Fähigkeit, die Stärke des Athmens nach der Wärme der Umgebung einrichten zu können, hat ihnen aber die Natur versagt, und sie unterscheiden sich darin wesentlich von den warmblütigen Thieren, namentlich von den Säugethieren.

Von den Säugethieren weichen ferner die Vögel in ihrem Verhalten der Wärme ab, erstens darin, daß sie einen höheren Wärmegrad festzuhalten vermögen. Diese Eigenschaft ist zwar nicht die nothwendige Folge davon, daß sie mehr Wärme bilden und gegen die Einwirkung der Kälte sehr geschützt sind, steht aber doch gewiß damit in Verbindung. Ihr Athmen ist meist größer als das der Säugethiere, ihr Herzschlag ist häufiger und wahrscheinlich kräftiger, ihre Verdauungswerkzeuge sind fähig große Mengen Nahrung aufzunehmen und zu verarbeiten, und entsprechen ihrem großen Nahrungsbedürfniß (eine Taube verzehrt 10mal, ein Huhn 6mal mehr Nahrungsstoff auf gleiche Gewichtstheile als ein Mensch, gegen welchen Unterschied der verhältnißmäßig größere Abgang von unverdauten Stoffen gar nicht in Betracht kommt), ihre Haut besitzt in den Federn einen vortrefflichen Schutz, dessen Wirksamkeit sie in der Ruhe durch das Sträuben der Federn, indem dann abgeschlossene Luftschichten zwischen dieselben sich lagern, zu verstärken vermögen. Dennoch aber weichen sie zweitens in der Fähigkeit, die Wärme gleichmäßig zu erhalten, von den Säugethieren ab, und nähern sich in einem gewissen, aber nur unbedeutenden Grade den kaltblütigen Thieren, von denen sie in Hinsicht ihrer gewöhnlichen Wärmehöhe am entferntesten stehen. Die Abweichung, welche diese in einer hohen und niedrigen Temperatur erfährt, ist beträchtlicher als bei den Säugethieren. Die stärkere Einwirkung der hohen Temperatur auf die Vögel mag zum Theil wohl dadurch bedingt sein, daß dieselben nicht so wie die Säugethiere durch Verdampfung des Schweißes abgekühlt werden können. Die Schwankungen, welche ihre Wärme durch Bewegung, Fütterung und Schlaf in viel höherem Grade als die der Säugethiere zeigt, sind wir dagegen berechtigt, der gleichzeitig eintretenden höchst auffallenden Veränderung in der Zahl der Athemzüge zuzuschreiben.

Da die Größe des Verlustes, den ein Körper durch Abgabe an das umgebende Medium erleidet, sich richtet nach dem Verhältniß der Oberfläche zu dem Inhalt, so müßten, wenn gleiche Gewichte der Körpermasse der Thiere stets gleiche Wärme bildeten, und die übrigen Verluste in einem geraden Verhältniß zu der Wärmeerzeugung ständen, verschieden große Thiere auch nach der Größe sich richtende verschiedene Wärme besitzen, und da dies nicht der Fall ist, so muß es verschiedene Veranstaltungen geben, durch welche der Unterschied in dem durch die Größe bedingten Verlust ausgeglichen wird. Diese Veranstaltungen sind nun der Art von der Natur getroffen, daß nicht bloß eine Ausgleichung bewirkt wird, sondern daß sogar die kleineren warm-

Digitized by Google

blütigen Thiere fast regelmäßig mehr Wärme zeigen als die größeren. Dies ist sowohl bei den Vögeln als bei den Säugethieren der Fall; die Schwalben und die Singvögel sind die wärmsten Thiere, die Fledermäuse, Mäuse, die Eichhörnchen, die Kaninchen sind wärmer als die Pferde, Elephanten, Esel und Hunde, und selbst die Schafe übertreffen die größeren Wiederkäuer in der Wärme. In der Beschaffenheit der Hautbedeckung ist die Ursache hiervon nicht zu suchen, die kleineren Thiere sind mit keinem schlechteren Wärmeleiter und mit keinem weniger Wärme ausstrahlenden Stoff zu ihrer Bedeckung versehen als die größeren Thiere derselben Klasse, sondern die Größe der erzeugten Wärme ist es, wodurch das in der Größe gelegene ungünstige Verhältniß ausgeglichen wird. Nicht die Masse des Körpers, und namentlich der Muskeln, bestimmt das Maß der gebildeten Wärme, sondern die Größe der im Blute stattfindenden durch die Aufnahme von Sauerstoff und Nahrung bedingten Zersetzung. Deshalb richtet sich die Wärme der Thiere vielmehr nach der Intensität des Athmens als nach der relativen Größe der Oberfläche des Körpers. Je kleiner das Thier, desto mehr Kohlenstoff verbrennt es auf gleiche Gewichtstheile in derselben Zeit und desto größer ist seine Herzthätigkeit und desto lebhafter sind meist seine Bewegungen. Freilich ist mit der verhältnißmäßig starken Erzeugung von Wärme auch ein verhältnißmäßig großer Verlust bei den kleineren Thieren verbunden, da aber das an der Peripherie sich abkühlende Blut hier rascher durch wärmeres ersetzt wird, so muß die Peripherie im Verhältniß zu den inneren Theilen bei den kleineren warmblütigen Thieren wärmer sein als bei den großen. — Dieser stärkeren Verbrennung und des rascheren Kreislaufes ungeachtet ist die Folge, welche in dem ungünstigen Verhältniß der Oberfläche zum Inhalt des Körpers für die leichtere Durchwärmung und Durchkältung liegt, keineswegs ganz beseitigt, denn die kleineren warmblütigen Thiere besitzen meist weniger Widerstandskraft gegen die Einwirkung der Temperatur als die größeren Thiere derselben Klasse, Gattung und Art. Die Mäuse, Meerschweinchen und Kaninchen sind empfindlicher gegen die Kälte als die Hunde, Wiederkäuer und Pferde, und vorzugsweise suchen die kleineren Säugethiere in der kalten Jahreszeit Schutz in tiefen Höhlen. Die kleineren Vögel entfliehen dagegen, mit wenigen Ausnahmen, fast alle der Kälte durch Auswanderung, und wie Bergmann nachgewiesen hat, steht die Breite des Wohnorts der Vögel, bis auf einzelne Ausnahmen, in deren größerer Zahl die Natur ein besonderes Schutzmittel den Thieren gewährt hat, meist in Uebereinstimmung mit der Größe ihres Körpers, und das kleinste Geschöpf dieser Klasse, der Kolibri, vermag nur in der tropischen Wärme zu leben. Wie stark die Temperatur der Singvögel in der Kälte ohne Bewegung des Körpers sinkt, haben die Versuche Edwards' gezeigt. Ebenso wird es durch Versuche dargethan, daß die kleinen Vögel auch viel leichter der Einwirkung heißer Luft erliegen. Schon Tillet, der die ersten Versuche in dieser Hinsicht anstellte, erklärte auf diese Weise ganz richtig den aufgefundenen Unterschied in der Wirkung der Hitze auf Vögel und Säugethiere von verschiedener Größe.

Um nun ein Beispiel zu geben, wie nach der Verschiedenheit der Organisation bei Thieren aus derselben Klasse das Verhältniß der erzeugten Wärme zu dem Körpergewicht, und der durch das Athmen hervorgebrachten Wärme zu der durch die Thätigkeit des Herzens entwickelten, von sehr verschiedener Größe sein können, obgleich die Menge der Wärme, welche von dem Körper festgehalten wird, doch nur einen geringen Unterschied zeigt,

Digitized by Google

wollen wir zwei Säugethiere mit einander vergleichen, bei denen jene Verhältnisse uns am meisten bekannt sind, den Hund und das Kaninchen. Der Hund verzehrt, nach Legallois, Dulong, so wie nach Regnault und Reiset, auf gleiche Gewichtstheile mehr Sauerstoff als das Kaninchen, bildet sowohl mehr Kohlensäure, wenigstens nach den beiden ersteren Beobachtern, nach den beiden letzteren dagegen etwas weniger oder eben so viel, als auch ganz gewiß (nach Despretz, Dulong, v. Erlach und Regnault und Reiset) mehr Wasser, und erzeugt durch Verbrennung jedenfalls im Ganzen im Verhältniß zu seinem Körpergewicht mehr Wärme als das Kaninchen. Ferner giebt er, nach Dulong, im Verhältniß zu seiner durch Verbrennung erzeugten Wärme mehr Wärme ab, bildet also auf anderem Wege, wahrscheinlich durch die Thätigkeit des Herzens, mehr Wärme als das Kaninchen. Natürlich muß also der Verlust, den er durch die Haut und durch die Verdampfung auf der Schleimhaut der Luftwege erleidet, viel größer sein als bei diesem Thiere, welches ihn trotz dessen geringerer Wärmeerzeugung doch etwas an Wärme übertrifft. Der Körper des Kaninchens muß also demnach so eingerichtet sein, daß er besser die Wärme zusammenhält als wie der des Hundes, was um so auffallender ist, da ersterer im Verhältniß zu seinem Inhalt einen größeren Umfang besitzt. Dieser ist bei dem Kaninchen jedoch durch die geringere Größe der Gliedmaßen etwas beschränkt. Noch günstiger sind in dieser Hinsicht die Meerschweinchen gestaltet, deren rundliche Form die Größe der Oberfläche sehr vermindert und wahrscheinlich dazu beiträgt, daß sie mit einer ziemlich unbeträchtlichen Verbrennungswärme haushalten können. Die größere Verdampfung auf der Haut des Hundes ist im Winter bei Bewegung der Thiere ohne weitere Vorkehrungen bemerkbar, zeigt sich aber im Versuche, wenn man den Wasserdampf auffängt, noch deutlicher. Das Ausstrecken der Zunge und die zitternden Athmungsbewegungen in der Wärme scheinen bei den Hunden die Erzielung einer größeren Verdampfung auf der großen Fläche der Schleimhaut zum Zweck zu haben. Die Haut der Kaninchen ist im Vergleich mit der der Hunden viel blutleerer, und der Verlust, den das Blut bei seinem Kreislauf an seiner Wärme erleidet, muß daher auch aus diesem Grunde viel geringer sein als bei den Hunden. Es bedarf also das Blut viel weniger Wärme, um in der Lunge und im Herzen wieder bis zu seiner früheren Höhe erwärmt zu werden. Von der großen Wärmebildung im Vergleich zu der des Menschen, giebt bei dem Hunde die Wärme seiner Muskeln der Gliedmaßen Zeugniß, die beträchtlich höher ist als bei dem Menschen, obgleich seine Haut verhältnißmäßig weit mehr Wärme abgiebt.

Ein ganz eigenthümliches Verhalten der Wärme findet sich bei den Winterschläfern. Schon in der warmen Jahreszeit schwankt ihre Wärme weit mehr als die anderer Säugethiere, und tritt nun die kalte Jahreszeit ein, so vermögen sie derselben keinen anderen Widerstand zu leisten, als daß sie in einen Zustand eines sehr reducirten Lebens verfallen, in welchem sie sich auf der Stufe der kaltblütigen Thiere befinden. Die Ursache dieses Verhaltens aufzufinden, hat man sich vielfach bemüht und sich in Hypothesen über dieselbe erschöpft. Es liegt auf der Hand, daß weder die Größe der Thiere, noch die Art der Bedeckung das geringe Widerstandsvermögen bedingen, obwohl erstere bei den kleineren Winterschläfern die Neigung zur Erstarrung vermehren muß, da auch mehrere andere kleinere Thiere durch tiefes Sinken ihrer Wärme in der Kälte und durch eine Neigung zur Erstarrung sich auszeichnen. Auch die Menge des Futters ist ohne Bedeutung,

Digitized by Google

denn die Igel, welche ich beobachtete, verzehrten noch kurz vor dem Eintritt des Schlafs große Mengen Fleisch. Das Blut wollten einige Beobachter (Saissy) bei den Winterschläfern abweichend von dem anderer gleich großer Säugethiere gefunden haben; Barkow bestreitet indessen bei den Igeln den geringeren Gehalt an Faserstoff, Eiweiß und festen Bestandtheilen überhaupt. Den Faserstoff hat er jedoch nicht trocken gemessen. Ich erhielt bei genauerer Prüfung eine geringere Menge Fibrin als bei anderen Säugethieren, selbst als bei den Fleischfressern, von den festen Bestandtheilen aber keine ungewöhnliche Menge. Ich weiß nicht, ob sich bei allen Winterschläfern die Beobachtung wiederholen wird, die sich mir bei den Igeln aufdrang, daß die Menge des Blutes auffallend gering ist. Auf die geringe Entwickelung der Muskeln, die sich auch im Herzen wiederfindet, ist schon von Anderen aufmerksam gemacht worden. Sehr wichtig wäre es, genau zu bestimmen, wie stark in dem Wachen die Stärke der Verbrennung bei diesen Thieren ist; so weit die meisten, aber freilich unvollständigen Beobachtungen reichen, ist sie gering, womit auch das geringe Athmungsbedürfniß, das auch während des Wachens sich zeigt, in Uebereinstimmung steht. Ein neuerer von Marchand an einem Igel angestellter Versuch scheint damit nicht übereinzustimmen, obwohl er nicht beweisend ist, da das Thier in einem Raum sich befand, in welchem die Luft nicht erneuert wurde. Die allerwichtigste Thatsache für die Erklärung der Entstehung des Winterschlafes ist offenbar die, daß die Stärke des Athmens dieser Thiere auch während des Wachens nicht in einem umgekehrten Verhältniß mit der äußeren Temperatur steht, sondern wie bei den kaltblütigen Thieren bei der Kälte sinkt und bei der Wärme sich steigert. So muß also, wenn das Athmen immer mehr abnimmt, zuletzt ein Zustand der Asphyxie eintreten, aus dem nur äußere Reize und namentlich höhere Temperatur der Umgebung ein Wiedererwachen möglich machen. Und daß diese Thiere es so lange in diesem Zustande des geringsten Lebens auszuhalten vermögen, daß sie nicht ihre Lebensfähigkeit bald verlieren, verdanken sie einer besonders großen Zähigkeit ihrer Herzthätigkeit, welche noch fortdauert, wenn auch nur in einem sehr schwachen Grade, während statt hellrothen Blutes dunkeles durch die Kranzarterien fließt. Einen anatomischen Grund der mangelnden Recompensation durch das Athmen in dem Nervensystem aufzufinden gelingt nicht, man müßte denn die größere Weichheit des Gehirns, welche an die ähnliche der kaltblütigen Wirbelthiere erinnert, damit in Verbindung bringen wollen. Ich dachte, es könne wohl möglich sein, daß der Gehalt der Nervencentren an Fett und die Art desselben abweichend seien bei den Winterschläfern, und daß wenigstens die Unschädlichkeit der Kälte auf das Nervensystem hier eine Erklärung fände, doch hat sich die Vermuthung nicht bestätigt. Ich muß aber bemerken, daß ich das Fett erst aus den eingetrockneten Gehirnen der Thiere auszog, also der Schmelzpunkt der Fette dadurch verändert gewesen sein könnte; ich werde deshalb bei einer demnächstigen Wiederholung der Untersuchung ein anderes Verfahren einschlagen. — Es wäre übrigens eine unrichtige Ansicht, wenn wir die nächste Ursache des Winterschlafes einzig und allein in den Eintritt einer durch die Jahreszeit herbeigeführten größeren Kälte legen wollten, denn die Untersuchungen von Edwards beweisen, daß, wenn auch die Kälte die Veranlassung ist, doch die Jahreszeit die Anlage in einem sehr hohen Grade vermehrt und ihr eine Periodicität verleihet.

Die Wirkung der Jahreszeiten auf die Kraft des Körpers, der Einwirkung eines raschen Wechsels der Temperatur zu widerstehen, ist ein weit ver-

Digitized by Google

breitetes Gesetz, welches von demselben Physiologen ermittelt ist. Nicht bloß bei schwächlichen Thieren, sondern auch bei kräftigen steht die Fähigkeit, Wärme zu bilden, mit der Temperatur der Jahreszeit in einem umgekehrten Verhältniß; geht die warme Jahreszeit in die kalte über, so wächst ganz allmälig auch jene Fähigkeit; ist der Uebergang der entgegengesetzten Art, so nimmt letztere auch nach und nach ab. Es sind daher alle Thiere im Frühjahre weit mehr im Stande, einem hohen Kältegrade Widerstand zu leisten, als im Herbst. — Mehr als bei allen anderen Thieren wird nun bei den sogenannten Winterschläfern die Fähigkeit der Wärmebildung gegen Ende des Sommers geschwächt. Wahrscheinlich haben sich im Sommer die Hautnerven an die höhere Temperatur gewöhnt und die niedrige macht einen um so größeren Eindruck, zumal da die Behaarung und Befiederung sich noch nicht am Anfange der kälteren Jahreszeit, sondern erst späterhin verstärkt. Als fernere Ursachen der vermehrten Empfindlichkeit im Herbst könnte man auch noch die Schwächung des Körpers durch die Zeugung und die allgemeine durch die Sommerwärme bewirkte Erschlaffung ansehen. — Nach der Größe des Eindrucks, den in einem Versuche die Kälte auf die Haut erzeugt, ist übrigens der Erfolg derselben im Anfang des Herbstes durchaus verschieden; in geringer Kälte verstärkt sich das Athmen, in starker ist dagegen die Wirkung entgegengesetzter Art.

Der Mensch besitzt die Fähigkeit, sowohl in den heißesten als in den kältesten Zonen leben zu können, und wird in dieser Hinsicht von keinem warmblütigen Thiere übertroffen; ebenso ist er im Stande, für eine kurze Zeit des Versuchs größere Hitze zu ertragen, als die in gleiche Temperatur gebrachten Säugethiere und Vögel. Hierzu befähigen ihn theils seine körperlichen Eigenschaften, theils aber auch sein Verstand. In ersterer Hinsicht ist es von Bedeutung, daß seine Eigenwärme eine mäßige ist und nicht einer der beiden, dem Leben der höheren Thiere feindlich werdenden Wärmegränze nahe liegt. Seine Athmungsgröße ist im Vergleich mit den warmblütigen Thieren eine geringe, nicht bloß im Vergleich mit kleinen Thieren, sondern auch mit den größten Hausthieren, wie wenigstens die Angaben Lassaigne's in Betreff der Kuh und des Pferdes zu schließen erlauben, und womit meine Berechnungen über das Verhältniß der täglich erforderlichen Menge Nahrungsstoff zu dem Körpergewicht übereinstimmen. Daß seine Eigenwärme im Verhältniß zur Athmungsgröße immer noch eine ziemlich beträchtliche ist, könnte vielleicht damit im Zusammenhange stehen, daß der Wärmeverlust theils durch den geringen Umfang zur Körpermasse, theils durch die zweckmäßige Bekleidung sehr beschränkt ist. Die Empfindlichkeit seiner Haut veranlaßt ihn, die Bedeckung stets nach der äußeren Temperatur passend einzurichten. Für die Zeit der Ruhe sucht er Schutz in seiner Wohnung, von welcher er den Eintritt der Kälte oder der Sonnenstrahlen je nach der Beschaffenheit des Klimas abhält. Dabei wählt er theils durch den Instinct, theils durch Ueberlegung noch manche andere Mittel, wie einen Aufenthalt in einer bewegten Luft und schweißtreibende Getränke, um den Einfluß hoher Wärme zu vermindern. Seine Haut geräth leichter in Schweiß als die der Thiere, und gewährt ihm in heißen Klimaten einen großen Schutz. Ferner richtet sich sein Bedürfniß nach Menge und Art der Nahrung, wenn wir einige auf einer niedrigen Bildungsstufe stehende gefräßige Völker ausnehmen, sowie auch seine Verdauungskraft mehr als bei einem Thiere stets nach der Temperatur, in welcher er lebt. Es steht zu vermuthen, daß bei ihm auch das Athmen in größerer Uebereinstimmung mit der äußeren Tem-

Digitized by Google

peratur sich befindet als bei den Thieren, weil die Haut, von deren Nerven ein die Athmungsbewegungen dem Bedürfniß gemäß regelnder Einfluß ausgeht, bei ihm viel empfindlicher ist.

Bei den Individuen derselben Art zeigt sich hauptsächlich nur nach der Verschiedenheit des Alters ein abweichendes Verhalten in der Wärme. Einige Unterschiede sind auch in Hinsicht des Geschlechts zu bemerken. — Der Fötus muß in der Gebärmutter ebenso gut wie ein gelegtes Vogelei eine gewisse Menge Wärme bilden, die jedoch nur gering sein kann. Als ein von allen Seiten durch mütterliche Gebilde eingeschlossener Theil der Mutter ist er keinem unmittelbaren Verlust ausgesetzt und bedarf auch, ohne der Mutter zur Last zu fallen, zur Erhaltung seiner Wärme nur eine schwache Verbrennung. Daß das Aufhören dieser Wärmebildung bei dem Tode des Fötus von der Mutter gefühlt werden könne, ist nicht sehr wahrscheinlich; das Kältegefühl, welches den Tod der Frucht anzeigt, hat viel eher seinen Grund in der Störung des Kreislaufes. Ist das Kind geboren, so haben alle seine Functionen noch sehr wenig Kraft, wenn auch einige der unwillkührlichen Muskeln sich schneller bewegen als späterhin; seine Lungen sind noch wenig ausgebildet, die Verbrennung ist noch verhältnißmäßig gering und, ihr entsprechend, vermag der Darmkanal noch wenig Nahrungsstoffe dem Blute zuzuführen. Dabei ist der Wärmeverlust der Haut aus mehreren Ursachen verhältnißmäßig sehr groß, wenn dieselbe nicht von schlechten Wärmeleitern umgeben ist. Auch diese reichen bei schwächlichen Kindern nicht immer hin, die natürliche Wärme zu erhalten, sondern es wird die Mittheilung von Wärme nöthig. Das anfangs höchst geringe Widerstandsvermögen gegen die Kälte wächst in dem Maße, als sich das Athmen entwickelt. — Die blind geborenen Jungen mancher Säugethiere, die federlosen Jungen mancher Vögel, gleichen den unzeitig geborenen Jungen der übrigen warmblütigen Thiere; sowie sie eine geringe Bewegungskraft, ein schwaches Nahrungsbedürfniß und ein dem entsprechendes Athmen besitzen, so ist auch ihre Eigenwärme geringer als bei den Neugeborenen anderer Thiere. Der Uebergang zu einem entwickelteren Zustande ist aber hier ziemlich rasch, während der menschliche Säugling erst lange Zeit bedarf, bis er in seiner körperlichen Ausbildung so weit vorgeschritten ist, als es die meisten neugeborenen Thiere gleich bei ihrer Geburt sind. Erst nach und nach gewinnen Athmen, Herzschlag und Verdauung an Kraft und Regelmäßigkeit. Darauf erreichen diese Functionen noch vor Vollendung des Wachsthums eine Höhe, von welcher sie erst wieder herabsinken müssen, um diejenige einzunehmen, welche die längste Zeit des Lebens fortdauert. Wenn bei einem sechsjährigen Knaben die auf gleiches Körpergewicht berechnete Verbrennungswärme ungefähr um $\frac{1}{3}$ größer ist als die eines erwachsenen Mannes und fast um das Doppelte die einer Frau übertrifft, so muß der Verlust durch Ausstrahlung, weil er bei Weitem der größte von allen ist, auch im Verhältniß zum Körpergewicht bei den Knaben viel mehr betragen als bei den Erwachsenen. Unter den einzelnen Verlusten ist der durch Verdunstung verhältnißmäßig am größten und beträgt soviel, daß der Werth des durch Ausstrahlung bedingten, welcher durch Abzug der Summe aller Verluste von der Verbrennungswärme bestimmt wird, durch ihn merklich herabgedrückt wird. Der reichlichere Genuß von kaltem Getränk in der Jugend macht jene stärkere Verdunstung möglich und steigert auch unmittelbar durch Verschluckung von Wärme etwas die Größe der Verluste. Auch in den verschiedenen Lebensaltern reflectirt sich in einem gewissen Grade die Stärke der relativen Verbrennungswärme in der Höhe der Heizung des

Digitized by Google

Körpers. Am meisten springt die Zunahme dieser dann in die Augen, wenn die Energie der zur Wärmebildung wesentlichen Functionen den höchsten Grad erlangt haben. Obgleich die Zunahme des Körperumfangs das Zusammenhalten der Wärme begünstigen muß, so sinkt doch mit der Ausbildung des Körpers etwas die Temperatur unter der Achsel und im Munde, was mit der Verminderung der Energie des Athmens, deren anatomischer Grund unbekannt ist, in Uebereinstimmung steht. Im höheren Alter vermindert sich das Athmen noch viel mehr, gleichzeitig mit dem Bedürfniß nach Nahrung; die äußeren Theile werden zwar wegen des in geringerer Menge zugeführten Bluts etwas kühler, aber in den inneren bleibt die Wärme unverändert. In dem Verhältniß der einzelnen Verluste zu einander macht sich besonders die Abnahme des Verlustes durch die Verdunstung bemerkbar, wie auch ohne Untersuchung schon aus der größeren Trockenheit und Dichtigkeit der Haut geschlossen werden könnte, während der durch Ausstrahlung dadurch relativ gesteigert wird. Auch führt das Athemholen, welches bei beschränkter Fähigkeit der Ausscheidung von Kohlensäure und Aufnahme von Sauerstoff nicht in Betreff der Menge der eingeathmeten Luft abnimmt, eine relative Steigerung der Abgabe von Wärme mit sich.

Der Mann hat eine relativ größere Verbrennungswärme als die Frau (in den Fällen von Barral etwa um 40 Proc.); die Wärmehöhe beider ist jedoch fast ganz gleich, so weit sich aus den bisherigen Beobachtungen schließen läßt; nur das Widerstandsvermögen gegen die Kälte unterscheidet beide Geschlechter. Der Verlust durch Verdunstung und durch das Athemholen scheint im Verhältniß zu dem durch Ausstrahlung bei der Frau geringer zu sein als bei dem Manne, was aber wahrscheinlich nur in der Verschiedenheit der Lebensweise, nicht aber in der inneren Einrichtung seinen Grund hat.

Zweck der thierischen Wärme. — Da der Stoffwechsel, welcher mit der Oxydation verknüpft ist, als wesentlichste Bedingung der Fortdauer des Lebens erscheint, die Entwickelung der Wärme aber überall eine nothwendige Folge der Oxydation ist, so könnte man versucht sein, die Bildung der thierischen Wärme als einen Vorgang anzusehen, der nicht seiner eigenen Wichtigkeit wegen dem Körper gegeben sei, und deshalb auch bei manchen Thierklassen die Eigenwärme fast gänzlich fehlen könne; allein eine solche Ansicht würde auch, abgesehen von ihrem Widerspruch mit dem Princip der Zweckmäßigkeit in den Vorgängen des organischen Lebens durch die Betrachtung des hauptsächlichsten Sitzes der Oxydation, sowie der Wirkung der thierischen Wärme auf die übrigen Vorgänge des Körpers, leicht zu widerlegen sein. Die Verbrennung geht vorzugsweise in dem Blute, nicht in den festen Organen vor sich; nicht die Oxydation ist es aber, welche das Blut zur Bildung des Körpers befähigt, denn diese geschieht aus den nicht oxydirten Bestandtheilen desselben, und noch weniger sind es die Producte der Oxydation, welche zur Unterhaltung der Lebensthätigkeit dienen, denn dieselben werden sobald als möglich aus dem Körper entfernt; mögen daher auch noch andere Zwecke mit der Verbrennung im Blute verbunden sein, man kann nicht umhin, die durch dieselbe bedingte Erzeugung von Wärme als ihren hauptsächlichsten Zweck zu erkennen. Diese hat nun eine doppelte Bedeutung; erstens zeigt sie sich von großer Wichtigkeit für die Unterhaltung der Thätigkeit in dem Nervensystem und in den Muskeln, und zweitens befördert sie die chemischen Vorgänge, welche im Körper stattfinden.

Bei den kaltblütigen und warmblütigen Thieren ist zwar der Kältegrad verschieden, welcher die Thätigkeit des Nervensystems beeinträchtigt, allein

auch bei jenen giebt es einen Punkt, auf welchem eine Erstarrung des Körpers eintritt. Durch die Fähigkeit des Menschen und der warmblütigen Thiere, beim Sinken der äußeren Temperatur mehr oder weniger die Eigenwärme zu bewahren, werden dieselben geschützt gegen die Wirkungen der Kälte auf das Nervenleben. Vermag der Körper nicht seine Wärme zu behaupten, weil der Verlust größer ist, als die gebildete Wärme beträgt, so verlieren die Nerven ihre Reizbarkeit und Leitungsfähigkeit, die Empfindung und Bewegungsfähigkeit nebst der Muskelkraft nehmen ab, und ebenso wird die Thätigkeit der dem geistigen Leben dienenden Nervenmasse beschränkt, und alles Nervenleben hört zuletzt auf. Die Wirkung ist ganz dieselbe, wenn die Wärme durch zu große äußere Kälte vermindert wird, als wenn bei gewöhnlicher Temperatur der Mangel an Nahrungsmitteln die Wärme des Körpers herabsetzt; in beiden Fällen zeigt dann die Erhöhung der Wärme des Körpers durch künstliche Mittel ihre belebende Kraft. Es ist diese Wirkung der Temperatur auf die Nerven, außer daß sie von dem beförderten Stoffwechsel hergeleitet wird, auch durch die Veränderung in der Flüssigkeit des in den Nervenröhren befindlichen Oels erklärt worden, und J. Stark will das Nervenmark bei der Kälte in einem gewissen Grade geronnen gefunden haben, von welcher Veränderung indessen wegen der leichten Runzelung der Nervenfaser durch die Luft und durch die umgebende Flüssigkeit nicht leicht zu bestimmen ist, ob sie von der Kälte bewirkt worden sei. Da der Kältegrad bei den verschiedenen Thierklassen verschieden ist, welcher die Nerventhätigkeit aufhebt, so ließe sich vermuthen, daß auch der Schmelzpunkt des in den Nerven enthaltenen Oels ein verschiedener sei; doch ist es mir bis jetzt noch nicht möglich gewesen, einen Unterschied in dieser Beziehung zwischen dem Nervenmark der Säugethiere und der Vögel aufzufinden, aber wohl war das aus dem Gehirn der Frösche ausgezogene Oel etwas flüssiger als das von dem Gehirn der warmblütigen Thiere gelieferte. Außerdem zeichnet sich das Gehirn der Frösche durch den geringeren Gehalt an Fett und durch größeren Gehalt an Eiweiß und Salzen aus. — Ich habe bei langsam sterbenden Kaninchen, deren Wärme des Mastdarms nur 17° R. betrug, noch ziemlich lebhafte Empfindung in den Gliedmaßen gefunden; da Nervenröhren, deren Mark geronnen wäre, gewiß nicht mehr die Empfindung vermitteln würden, so darf man schließen, daß erst eine stärkere Kälte diese Wirkung auf das Fett in den Nerven äußern könne.

Sowie die einmal vorhandene Wärme einer brennenden Kerze die Verbrennung fortwährend unterhält und das Ausgehen der Flamme, falls nicht plötzlich zu viel Wärme entzogen wird, verhindert, und sowie die einmal eingeleitete Gährung Wärme entwickelt, durch welche die Fortdauer dieses chemischen Vorgangs möglich wird; wie ferner der Samen beim Keimen Wärme bildet und diese Wärme wieder der Entwickelung des Keimes zu Gute kommt, so unterhält auch die einmal vorhandene Wärme des thierischen Körpers die Oxydation in demselben. Ueberall, wo wir auf todte Theile bei Versuchen die Wärme unter Zutritt des Sauerstoffs wirken lassen, sehen wir, daß die Verbindung der organischen Bestandtheile mit dem Sauerstoff, die Lösung fester Substanzen und die Durchschwitzung des gelösten durch das thierische Gewebe befördert werden. Wenn im lebenden Körper das Festwerden geschähe ohne Veränderung des Gelösten oder des Lösungsmittels, bloß aus Mangel an Löslichkeit, wie bei der Krystallisation, so müßte die Wärme den Ansatz beschränken; aber wenn auch nicht so auffallend, wie bei der Pflanze, sich bei den Thieren die Beförderung des Wachsthums durch die Wärme

Digitized by Google

zeigt, so fehlt es auch nicht bei Menschen und Thieren an Beweisen, daß die Wärme nicht bloß die Auflösung, sondern auch den Ansatz begünstigt, wie denn z. B. in heißen Ländern der Körper rascher seine Ausbildung erreicht, Knochenbrüche rascher in der Wärme als in der Kälte heilen, und Wunden sich am schnellsten schließen in dem sogenannten Incubationsapparate. Im normalen Zustande geht bei Erwachsenen der Wiedererſatz parallel mit der Auflösung, und somit wirkt die Wärme nothwendiger Weise auf jene zurück. Den Einfluß der Wärme auf den Stoffwechsel darf man aber nicht bloß der unmittelbaren Einwirkung auf die chemischen Vorgänge zuschreiben, sondern es ist hierbei auch der Antheil nicht zu vergessen, den die von der Wärme sehr abhängige Thätigkeit an der Größe des Stoffwechsels hat.

Ohne daß dem thierischen Körper die Fähigkeit gegeben wäre, bei wechselnder äußerer Temperatur stets fast dieselbe Wärme zu behalten, würde es demnach den höheren und niederen Functionen des Körpers nicht möglich sein, ihre Regelmäßigkeit zu bewahren. So zeigt denn auch die Bedeutung der thierischen Wärme, wie in dem Organismus alle Functionen in der innigsten Verkettung mit einander stehen, und wie die eine durch ihr Product stets wieder dahin wirken muß, andere im Gange zu erhalten.

Zu den fur die Theorie der Bildung der thierischen Wärme wichtigsten Schriften und Aufsätzen, welche in vorstehendem Artikel angeführt wurden, sind folgende zu zählen:

Berger in den Mémoires de la societé de physique et d'hist. nat. de Genève, T. VI et VII. (Zusammenstellung und Berechnung zahlreicher Wärmemessungen.)

C. Bergmann, über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe (abgedruckt aus den Göttinger Studien, 1847). Göttingen 1848.

Breschet und Becquerel in den Annales des sciences nat., zoologie, sec. série, T. III, 1835. (Beschreibung des thermoelektrischen Apparats. Wärme der Muskeln und des Zellgewebes). Ebend. T. IV, 1835. (Wärme bei Muskelcontractionen. — Deutsch in Froriep's Notizen, B. 46.) Ebend. T. VII. 1837. (Einfluß des Aufenthalts auf hohen Bergen. Differenz der Wärme der Blutgefäße. — Deutsch in Froriep's neuen Notizen, B. 1.) Ebend. T. IX, 1838. (Einfluß der äußeren Temperatur auf innere Theile.)

B. Brodie in den philosophical transactions for 1811 und for 1812. (Versuche über die Wärme bei Aufhebung der Gehirnthätigkeit. — Deutsch in Reil's und Autenrieth's Archiv für Physiologie. B. 12.)

Ch. Chossat, mémoire sur l'influence du système nerveux sur la chaleur animale, Paris 1820. (Aus den Annales de physique, T. XCI. Deutsch in Meckel's deutschem Archiv für Physiologie, B. 7.)

A. Crawford, experiments and observations on animal heat. Edit. 2. London 1788. (In das Deutsche übersetzt von Crell. Leipzig 1789.)

J. Davy, physiological and anatomical Researches, London 1839. (Hierin alle früheren Abhandlungen des Verfassers über die Wärme.)

Despretz in den Annales de chimie et de physique, T. XXVI. Paris 1824.

Donders, der Stoffwechsel als die Quelle der Eigenwärme bei Pflanzen und Thieren. A. d. Holländischen. Wiesbaden 1847.

Dulong in den Annales de chimie et de physique, trois. série, T. I, 1841.

Dumas in Gazette médicale de Paris, 1842; dann auch in dem Essai de statique chimique des êtres organisés, trois. édition, Paris 1844.

W. F. Edwards in Todd's cyclopaedia of anatomy and physiology, Vol. II. (Art. animal heat.)

Helmholtz in Müller's Archiv, 1848. Nr. 2. (Bildung von Wärme bei Muskelcontraction.)

Digitized by Google

Lavoisier, physikalisch-chemische Schriften, B. III, 1785. (Versuche mit de la Place.) Ferner Mémoires de l'académie des sciences, année 1790, Paris 1797. (Darin die späteren Versuche mit Seguin.)

Legallois, Mémoire sur la chaleur des animaux, im Institut de France. Mars 1812 et Mai et Juin 1813. Ferner in den Annales de chimie et de physique, T. IV, 1817. (Deutsch in Meckel's Archiv, Band 3.) Beides abgedruckt in den Oeuvres de Legallois, Vol. II.

J. Liebig, die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie. Braunschweig 1842. (Dritte Auflage, 1846.)

S. Metcalfe, caloric, its mechanical, chemical and vital agencies in the phenomena of nature. London 1843.

Fr. Nasse, Verbrennung und Athmen, chemische Thätigkeit und organisches Leben. Bonn 1846.

W. Nasse im Correspondenzblatt für rheinische und westfälische Aerzte, Jahrgang 1843, Nr. 13. (Wärmemessungen der Herzhöhlen bei Hühnern.)

Die wichtigsten Wärmemessungen finden sich ferner bei folgenden Schriftstellern:

Berthold, neue Versuche über die Temperatur der kaltblütigen Thiere. Göttingen 1835.

Delaroche im Journal de physique. T. LXXI. (Veränderung der Wärme des Körpers durch die umgebende Temperatur.)

Duméril und Demarquay in den Archives gén. de méd. 1848. (Einfluß verschiedener dem Körper einverleibter Stoffe auf die Wärme desselben.)

Dutrochet in den Annales des sciences nat. Bot. T. XIII. (Temperatur der Gewächse.) Ebendas. Zool. T. XIII. (Temperatur der kaltblütigen Thiere.)

Gierse, quaenam sit ratio caloris org. partium infl. Diss. in Halae 1842.

Roger in den Archives gén. de méd. 1844 und 1845. (Zahlreiche Wärmemessungen an kranken Kindern.)

H. Nasse.

Digitized by Google

Blutgefäßdrüsen.

(syn. Blutdrüsen. Gefäßdrüsen. Drüsen ohne Ausführungsgang. Blutgefäßknoten.)

Die Organe, welche diese Abtheilung bilden, wurden ursprünglich, und so lange bloß das äußere Ansehen den Eintheilungsgrund abgab, zu den Drüsen gerechnet, später aber, als man den für eine Drüse, wie man glaubte, wesentlichen Ausführungsgang nicht fand, als Blutgefäßknoten davon getrennt und als bloße Convolute von Blutgefäßen betrachtet. In der neueren Zeit mußte man sie aus histiologischen und physiologischen Gründen als eine besondere Abtheilung »Drüsen ohne Ausführungsgang« abermals mit der großen Klasse der Drüsen vereinigen. In allen finden sich abgeschlossene Drüsenhöhlen, in welche aus dem Blute Flüssigkeiten abgeschieden werden, von denen wir annehmen müssen, daß sie auf dem Wege der Auffaugung wieder in's Blut zurückkehren. Wir zählen dazu die Schilddrüse, die Thymusdrüse, die Nebennieren, die Milz und den Hirnanhang.

I. Schilddrüse.

1. Anatomie.

A. Beim Menschen. Die normale Schilddrüse besteht aus einzelnen wenig getrennten Lappen, und diese sind aus lauter soliden, röthlich-gelben Körnern von $^1/_4$—$^1/_2$''' Größe, in welchen sich mit bloßem Auge durchaus keine Höhlungen wahrnehmen lassen, zusammengesetzt. Die einzelnen theils kugligen, theils platten Körner sind beim Erwachsenen durch Gefäße und lockeres Bindegewebe zwar nicht vollständig, aber doch so von einander getrennt, daß sich die meisten mit ziemlicher Leichtigkeit herausschälen lassen, während beim Kinde die Masse mehr compact und die Abtheilung in Körner weit undeutlicher ist. Die Flüssigkeit, welche man auf der Durchschnittsfläche der Körner durch Druck erhält, ist etwas klebrig und enthält nebst Blutkörperchen die Bestandtheile des sogleich zu erwähnenden Drüseninhalts. Ein jedes Korn ist auf folgende Weise zusammengesetzt: Die Grundlage bildet ein Stroma aus zahlreichen, in allen Richtungen verlaufenden Bindegeweben — und elastischen Fasern. In den Maschen dieses Fasernetzes liegen zahlreiche, rundliche oder ovale, vollkommen geschlossene Blasen (Drüsenblasen), welche aus einer zarten structurlosen Membran (Drüsenmembran) gebildet sind und einen Durchmesser von 0,050—100^{mm} haben. Den Inhalt dieser Bläschen, deren Membran durch Anwendung von Kali oder Ammoniak viel deutlicher wird, bildet eine Flüssigkeit, welche nebst feinen, in Kali löslichen Körnchen und einzelnen Fettkörnchen, namentlich Kerne von 0,005—007^{mm} enthält, die aus einer feinkörnigen Masse und darin

Digitized by Google

eingesprengten, theils glänzenden, theils dunkeln Körnern bestehen. Seltener sind diese Kerne von 0,010—012^{mm} großen Zellen mit klarem Inhalt umgeben. Diese Gebilde bilden bald nur eine einfache Lage auf der Innenwand der Blasen, bald sind sie in der diese ausfüllenden Flüssigkeit zerstreut. In ganz normalen Verhältnissen scheint das erste stattzufinden; wenigstens sieht man es so in gesunden, eben getödteten Säugethieren, in Vögeln, Amphibien und Fischen. Zwischen den Drüsenblasen verlaufen im Stroma zahlreiche Blutgefäße, deren feinste Zweige auf der äußeren Wand der ersteren ein dichtes Netz bilden. Der Durchmesser dieser Capillaren beträgt nach meinen Messungen im frischen blutgefüllten Zustande 0,007 — 0,012^{mm}; die Maschen des Netzes sind sehr eng (= $^1/_{166}$''' nach Berres). Ueber das Verhalten der Saugadern im Innern der Drüse konnte ich mir keinen Aufschluß verschaffen, obgleich die Zahl der austretenden Lymphgefäße nicht unbedeutend ist. Die Nerven der Schilddrüse scheinen nur mit den Arterien zu ihr zu gelangen; directe Aeste von N. vagus oder hypoglossus habe ich nie gesehen. Die nicht sehr zahlreichen Nervenfasern, denen man im Innern der Drüse begegnet, sind meist feine. Die hier gegebene Beschreibung ist nach möglichst normalen Schilddrüsen, besonders von Kindern, entworfen; die pathologischen Veränderungen dieses Organs sind bei Erwachsenen so häufig, daß man, namentlich an manchen Orten, nur selten eine einigermaßen normale Schilddrüse zu Gesicht bekommt. In diesem Umstande ist es begründet, daß man so lange unrichtige Ansichten über den Bau dieses Organs hatte und erst in neuerer Zeit den wesentlichsten Bestandtheil desselben, nämlich die Drüsenblasen, in ihrem normalen Zustande kennen lernte. Die meisten Autoren haben den Zustand einer schon ziemlich beträchtlichen Ausdehnung derselben, wobei deren Inhalt auch immer wesentlich verändert ist, d. h. die niederen Grade des nachher zu erwähnenden Drüsenkropfs als den normalen Zustand beschrieben, so u. a. Arnold, Berres, Huschke, Hyrtl. Es ist nun allerdings nicht möglich, eine Gränze für die normale Größe dieser Blasen festzusetzen; wohl aber läßt sich aus der Beschaffenheit des Drüseninhalts auf die mehr physiologische oder pathologische Beschaffenheit der Drüse ein Schluß thun; der Drüseninhalt ist aber bei einer Ausdehnung der Blasen bis zu dem Volumen der von den genannten Anatomen beschriebenen Hohlräume schon in hohem Grade pathologisch verändert. In einen ganz entgegengesetzten Irrthum ist neuerdings Frerichs[1]) verfallen; dieser Forscher hält nämlich alle Hohlräume, auch die mikroskopischen, für pathologische oder an das Pathologische streifende Bildungen. Nach ihm sind die Bestandtheile der Schilddrüse ein Stroma aus Bindegewebe mit Kernfasern und, darin eingebettet, braune feinkörnige Moleküle, Kerne und Zellen. Mit der Bildung dieser letzteren sei für die meisten Schilddrüsen der Entwickelungsproceß vollendet, in anderen schreite er dagegen weiter fort und zwar in verschiedener Weise; die Zellen sollen sich theils zu Colloid-, theils zu Pigment-, theils endlich zu Mutterzellen (unseren Drüsenblasen) entwickeln. Es ist nun allerdings nicht zu läugnen, daß die letzteren bei Erwachsenen nicht immer deutlich wahrzunehmen sind; allein es gehören eben diese Fälle zu den zahlreichen pathologischen Veränderungen der Schilddrüse. Daß der oben beschriebene Bau der normale ist, erhellt daraus, daß man ihn nicht nur beim menschlichen Embryo und Kind, sondern auch in ganz derselben Weise bei allen vier Wirbelthierklassen findet. Eine chemische Unter-

[1]) Göttinger Studien, 1847. S. 20.

Digitized by Google

suchung des isolirten Drüseninhalts besitzen wir leider noch nicht; jedenfalls zeichnet sich derselbe namentlich durch bedeutenden Eiweißgehalt aus, und das Colloid, welches sich bei allen Wirbelthieren findet, und zwar so häufig, daß man weniger sein bloßes Vorkommen als seine überwiegende Bildung für pathologisch halten kann, besteht der Hauptsache nach aus geronnenem Albumin.

Entwickelungsverschiedenheiten. Die Schilddrüse des Menschen stimmt darin mit der Thymus und den Nebennieren überein, daß ihr relatives Volumen in einer früheren Lebenszeit viel bedeutender ist als später. Huschke[1]) fand ihr Gewicht im Verhältniß zum Körper beim Neugeborenen = 1 : 400 — 243, beim dreiwöchentlichen Kinde = 1 : 1166, beim Erwachsenen = 1 : 1800, ich bei einem 4″ 11‴ langen Embryo = 1 : 1175. Es scheint hieraus hervorzugehen, daß die Schilddrüse erst in den letzten Monaten des Embryolebens besonders stark wächst, zur Zeit der Geburt ihr größtes Volumen erreicht und dann wieder an Umfang abnimmt. Sie stimmt daher in ihrem Verhalten weder mit der Thymus noch mit den Nebennieren vollkommen überein, jedoch mehr mit ersterer als mit letzteren. Ob sie nach der Geburt eine fortschreitende Involution erleide, ist schwer zu entscheiden, da durch pathologische Veränderungen das Volumen so außerordentlich oft sich ändert; da ich in einzelnen Fällen noch in sehr hohem Alter die normalen Bestandtheile fand, bezweifle ich es. Die wesentlichsten Structurbestandtheile, die Drüsenblasen, entwickeln sich schon sehr frühzeitig. Bei Embryonen von 4 — 5″ Zoll Länge sah ich deutliche Drüsenblasen von 0,030 — 0,075‴ mit Kernen und einzelnen Zellen gefüllt. Einzelne der Blasen konnte ich fast vollständig isoliren und sah dieselben beim Platzen ihren Inhalt entleeren. Wegen des durchscheinenden Stroma, in dem namentlich noch kein elastisches Gewebe gebildet ist, sind sie viel deutlicher als später. Wie entstehen nun diese Blasen? Beim Menschen besitzen wir darüber keine Erfahrungen; nach einigen Beobachtungen an Säugethieren[2]) scheinen sie sich aus Zellen zu entwickeln, welche sich vergrößern und zu Mutterzellen werden, ein Entwickelungsgang, welchen ich früher auch für die Drüsenblasen der Nebennieren nachgewiesen habe. Eine Neubildung von Drüsenblasen scheint auch beim Erwachsenen stattzufinden; fast immer findet man neben größeren auch kleinere, welche die Größe von Elementarzellen nicht oder nicht viel übersteigen.

Pathologische Veränderungen. Die, wie oben erwähnt, außerordentliche Häufigkeit der mit Volumszunahme verbundenen pathologischen Veränderungen der Schilddrüse, welche man im Allgemeinen unter dem Namen »Kropf« zusammenfaßt, und die Schwierigkeit der Feststellung einer bestimmten Gränze zwischen normalem und abnormem Bau machen eine kurze Besprechung dieser Veränderung hier nothwendig. Ich habe an einem anderen Orte[3]) zu zeigen versucht, daß die primitiven Veränderungen theils vom Gefäßsystem, theils von den Drüsenblasen ausgehen und die daraus resultirenden Formen als Drüsenkropf und Gefäßkropf bezeichnet. Es ist namentlich der letztere, der uns hier interessirt, da er durch sein häufiges Vorkommen am meisten zur Verkennung der normalen Structur der Schilddrüse beigetragen hat. Er besteht in einer Ausdehnung der Drüsenblasen bis zu verschiedenem Grade und Anfüllung derselben mit einer klaren, durchsichtigen, structurlosen, festweichen Masse, dem Schilddrüsencolloid. Im niedersten Grade der Veränderung erscheint die Schnittfläche

[1]) Sömmerring's Anatomie. [2]) Gerlach's Gewebelehre, S. 223.
[3]) Henle's und Pfeufer's Zeitschrift, Jahrg. 1847.

der Drüse nicht mehr solid, sondern zeigt allenthalben auf gelblichem Grunde bläulich-weiße, diaphane Punkte von verschiedener Größe, welche das Ansehen kleiner gefüllter Bläschen oder gekochter und aufgequollener Sagokörnchen haben. Streicht man über die Schnittfläche, so erhält man nebst einer klebrigen, durch Salpetersäure gerinnbaren Flüssigkeit zahlreiche gallertartige Klümpchen (Colloid). Ein solcher Bau wurde von vielen Anatomen, wie schon erwähnt, mit Unrecht als der normale angesehen. Indem nun die Drüsenblasen durch das Colloid mehr und mehr ausgedehnt werden, schwindet das Stroma und endlich auch die Drüsenmembran, so daß dann eine Anzahl der ersteren zusammenfließt. Ein bis zu diesem Grade erkrankter Lappen erscheint dann in eine geléeähnliche, meist blaßgelbe Masse verwandelt, welche von einem Netze eines weichen, wie macerirt aussehenden Fasergewebes, das aus Bindegewebe und Gefäßen besteht, durchzogen wird, und endlich kann sich bei weiterem Schwinden des Stroma die ganze auf solche Weise erkrankte Parthie in eine einzige, mit Colloid gefüllte Cyste umwandeln, deren Inhalt sich dann weiterhin noch durch Blutergüsse und deren Metamorphosen mannichfach verändert. Mit dieser Vergrößerung der Blasen gehen morphologische Veränderungen des Drüseninhalts, sowie chemische, Hand in Hand. Die Kerne, die im normalen Zustande zum größten Theil frei sind, machen Zellen mit klarem, colloidähnlichem Inhalt Platz, und endlich verschwinden auch diese und der ganze Inhalt der Blase besteht bloß aus der homogenen, structurlosen Colloidmasse.

B. Säugethiere. Die Untersuchungen von Meckel und Bopp[1]) haben das allgemeine Vorkommen der Schilddrüse bei den Säugethieren nachgewiesen und deren Form und Lage, die von der beim Menschen nicht wesentlich abhängen, kennen gelehrt. Auch der feinere Bau entspricht in allen wesentlichen Punkten dem der menschlichen Schilddrüse; nur sind die Drüsenblasen bei der Mehrzahl der untersuchten Säugethiere deutlicher als beim Menschen und lassen sich selbst bei Manchen ziemlich vollkommen isoliren. Ihr Durchmesser wechselt im Allgemeinen zwischen 0,050 und 0,120^{mm} und man sieht hier deutlich, daß die Kerne und Zellen nur eine allerdings oft sehr dicke Lage auf der Innenwand der Blasen bilden, welche bisweilen beim Zerdrücken dieser im Zusammenhang austritt. Das Centrum der Blasen enthält eine klare Flüssigkeit und nicht selten colloidähnliche Massen.

C. Vögel. Die Schilddrüse der Vögel ist doppelt vorhanden und liegt zu beiden Seiten in der oberen Brustapertur unweit des unteren Kehlkopfs meist dicht an der Abgangsstelle der A. carotis und vertebralis, und an diese Gefäße durch zahlreiche Zweige, welche sie empfängt, angeheftet. Sie ist bald mehr kugelig, bald mehr platt und länglich, von braunrother oder rother Farbe und sehr gefäßreich. Dieses Orgen ist sowohl von Simon als mir durch die meisten Ordnungen der Vögel hindurch untersucht worden und zeigt überall denselben Bau. Es besteht dasselbe aus dicht an einander gedrängten, rundlichen, geschlossenen, aus einer structurlosen Membran gebildeten Blasen, die in ein nur schwaches Stroma eingesenkt sind. Diese geringe Entwickelung der Bindegewebe-Grundlagen läßt die Drüsenblasen viel deutlicher erscheinen, als bei Säugethieren und dem Menschen, wo das Bindegewebe in diesem Organe, sowie überhaupt stärker hervortritt und die in dasselbe eingesenkten Theile viel mehr umhüllt, so daß man hier die Drüsenblasen bisweilen erst nach Zusatz von Kali oder Ammoniak erkennt

[1]) Die betr. Literatur s. unten.

Digitized by Google

und es den Anschein haben kann, als seien die Kerne und Zellen, welche den Inhalt der Blasen bilden, bloß in Lücken des Bindegewebes enthalten. Bei manchen Vögeln waren in feinen Schnitten die einzelnen Blasen von so wenig Bindegewebe zusammengehalten, daß sie am Rande derselben leicht herausfielen. Der Durchmesser derselben beträgt meist zwischen 0,025 — 0,080^{mm}; die Innenwand derselben ist mit einer Lage von Kernen (von 0,002 — 0,004^{mm}) bekleidet, die theils bloß von feinkörniger Substanz, theils von wirklichen Zellmembranen umgeben sind. Der mittlere Raum enthält eine zähe klare Flüssigkeit und nicht selten auch Colloidmassen.

D. Reptilien. Auch bei den Reptilien kommt eine Schilddrüse vor und ihr Bau entspricht vollkommen dem bisher geschilderten, ist aber wegen des fast gänzlich mangelnden Bindegewebes noch deutlicher als bei den Vögeln, so daß die Untersuchung der Drüse in dieser Klasse und insbesondere bei den Ophidiern für das Studium des eigentlichen Typus ihres Baues vorzugsweise zu empfehlen ist [1]). Bei den Cheloniern, Ophidiern und den Krokodilen liegt dieselbe als ein einfacher plattrundlicher Körper über der Basis des Herzens; bei den meisten Sauriern (jedoch nicht bei allen) ist sie brückenförmig über die Trachea gespannt. Weniger sicher scheint mir die Deutung in der Ordnung der Batrachier. Simon hält die sogenannte Carotidendrüse der Frösche für die Schilddrüse, und auch Stannius neigt sich zu dieser Ansicht. Ich habe in derselben niemals Drüsenblasen wahrnehmen können und halte sie mit Huschke [2]) nur für ein Wundernetz, das aber, da es sich, nach Simon, auch bei Perennibranchiaten findet, nicht, wie der Erstere meint, aus der Involution des Capillargefäßsystems des ersten Kiemenbogens hervorgegangen sein kann.

E. Fische. Selbst bei den Fischen scheint ziemlich allgemein eine Schilddrüse von demselben Bau, wie bei den übrigen Wirbelthieren, vorzukommen. Bei den Plagiostomen ist diese Drüse schon seit Stenonis, wenn auch nicht als Schilddrüse, bekannt und liegt im Theilungswinkel des Kiemenarterienstammes, an diesem durch Bindegewebe befestigt, hinter dem Unterkiefer und bedeckt vom M. geniohyoideus. Sie ist rundlich oder oval, abgeplattet, gelbröthlich und besteht aus lauter gelblichen, gallertartig durchscheinenden Läppchen oder Körnern von $^1/_2$ — 1‴ im Durchmesser, welche durch ein lockeres Fadengewebe lose zusammengehalten werden. In einem jeden dieser Läppchen sieht man innerhalb einer Hülle von Bindegewebe zahlreiche rundliche Drüsenblasen von 0,146 — 0,192^{mm}, deren structurlose Membran innen mit einer sehr dicken Lage körniger Kerne, seltener Zellen, belegt ist, welche eine centrale, häufig colloidähnliche Massen enthaltende Höhle einschließen. Die zahlreichen Blutgefäße der Drüse kommen nicht aus der Kiemenarterie, an welcher dieselbe anliegt, sondern aus einem rücklaufenden Aste der ersten Kiemenvene. Bei der Chimäre und dem Stör sind Lage und Bau ganz dieselben. Stannius [3]) hat diese Drüse mit Unrecht als Thymus gedeutet; der ganze Bau entspricht vollkommen dem der Schilddrüse der übrigen Wirbelthiere, und wir werden weiter unten sehen, welches Organ bei den Plagiostomen man als Thymus zu betrachten hat. Auch bei den Knochenfischen läßt sich eine Schilddrüse nachweisen, wenn sie auch weniger deutlich entwickelt ist, als bei den Plagiostomen. Schon Simon hat

[1]) S. R. Wagner Icones physiologicae. Neue Auflage. Tab. IV.
[2]) Tiedemann's und Treviranus' Zeitschrift für Physiologie, IV. 113.
[3]) In s. vergl. Anat. S. 88.

Digitized by Google

beim Aal an der gleichen Stelle wie bei diesen eine auch im Bau ganz gleiche Schilddrüse gefunden; hinsichtlich der übrigen Knochenfische ist dieser Forscher dagegen merkwürdiger Weise in einen großen Irrthum verfallen, indem er die drüsige Nebenkieme für die Schilddrüse hält. Joh. Müller hat diesen Irrthum schon gerügt[1]) und ich kann nur hinzufügen, daß in den drüsigen Nebenkiemen durchaus keine Spur von Drüsenblasen zu sehen ist. Dagegen finden sich, was Simon entgangen, wohl bei den meisten Knochenfischen in einer von der bei den Plagiostomen nicht sehr verschiedenen Lage drüsige Organe, die man als Schilddrüse deuten muß. Es liegen dieselben unter dem Stamm der Kiemenarterie und um denselben, bald näher, bald entfernter vom Bulbus, und bilden eine platte, längliche, drüsige, röthlichgelbe Masse von verschiedener Gestalt; bei kleinen Fischen oft erst unter der Loupe an den Blasen erkennbar. Sie bestehen aus lauter geschlossenen, ziemlich leicht isolirbaren Drüsenblasen von 0,037—0,112, ja bisweilen 0,20^{mm}, deren Innenwand mit einer Schichte blasser Kerne belegt ist, während in der centralen Höhle eine klare Flüssigkeit oder, und dies namentlich in größeren Blasen, eine colloidähnliche Masse angesammelt ist. Zwischen den Blasen verbreiten sich Gefäße, welche, wie bei den Plagiostomen, von den Kiemenvenen kommen. Stannius, der diese Organe kurz erwähnt[2]), deutet sie, wie die der Plagiostomen, als Thymus; es entspricht aber ihr Bau so vollkommen dem der Schilddrüse der höheren Thiere (kommt ja selbst Colloid darin vor), und namentlich gleichen dieselben sowohl im Bau als Lage so vollkommen der entschieden als solche zu deutenden Schilddrüse der Plagiostomen, daß ich nicht anstehe, die Stannius'sche Deutung für unrichtig zu erklären.

2. Physiologie.

Die Apparate, mit welchen man die Schilddrüse in einen näheren functionellen Zusammenhang brachte, sind namentlich: 1) die Athmungs- und insbesondere die Stimmorgane, 2) die Geschlechtsorgane und 3) das Gehirn. Zu der ersteren Annahme gab wohl ohne Zweifel die Lage der Schilddrüse in der Nähe der Luftröhre und des Kehlkopfs die erste Veranlassung, und man glaubte in dem Herabrücken derselben in die Nähe des unteren Kehlkopfs bei den Vögeln eine Bestätigung derselben zu finden, die aber durch die Verhältnisse bei den Amphibien und Fischen wieder vollkommen aufgehoben wird. Nachdem alle Versuche, eine unmittelbare Verbindung zwischen der Höhle des Kehlkopfs und der Schilddrüse nachzuweisen, mißlungen waren, beschränkte man sich auf die Annahme eines sympathischen Verhältnisses zwischen beiden Organen. Daß unter dem Einfluß angestrengter Respiration nicht selten eine vorübergehende oder selbst bleibende Anschwellung der Schilddrüse entsteht, scheint nicht geläugnet werden zu können; es ist auch ein ziemlich allgemein verbreiteter Glaube, daß man durch heftiges Blasen, Drücken, Drängen, namentlich bei rückwärts gebeugtem Kopf, sich einen Kropf („Blähhals") zuziehe, und es ist entschieden, daß dies während des Geburtsactes zuweilen stattfindet. Maignien hat beobachtet, daß bei Hunden, die nach starkem Laufen getödtet wurden, die Schilddrüse angeschwollen und sehr blutreich war. Es leuchtet aber ein, daß man aus der vorübergehenden

[1]) Müller's Archiv, 1845. Jahresbericht S. 198.
[2]) L. c. S. 480.

Digitized by Google

oder (durch Exsudation) bleibenden Anschwellung eines sehr gefäßreichen Organs bei Hindernissen im Venenblutlauf nicht auf eine besondere Beziehung desselben zum Athemproceß, womit man ohnehin gar keinen bestimmten Begriff verbindet, schließen darf. Die Huschke'sche Vermuthung, daß sie ein Kiemenrest und indirectes Respirationsorgan sei, ist oben schon widerlegt. Die zweite Ansicht, daß die Schilddrüse in naher Beziehung zur Geschlechtsfunction stehe, wird ebenfalls durch wenig sichere Erfahrungen unterstützt. Die Behauptungen, daß sie zur Zeit der Pubertät und während der Menstruation, namentlich aber, daß sie nach der Defloration und während der Schwangerschaft anschwelle, ist zwar schon alt, wie die Sitte des Alterthums, den Hals der Neuvermählten mit einem Faden zu messen, zeigt, und werden vielfach wiederholt; allein wir besitzen darüber dennoch keine nur irgend sicheren Erfahrungen, und es wäre sehr zu wünschen, daß Aerzte, denen ein großes Beobachtungsmaterial zu Gebot steht, diese Frage einmal aus dem Gebiete des Volksglaubens auf das der Wissenschaft zögen. Die Beobachtungen an Thieren über diesen Zusammenhang sind leider ebenfalls sehr sparsam und zum Theil widersprechend; so will Bardeleben[1]) bei einem Kaninchen nach Exstirpation der Schilddrüse Zunahme des Geschlechtstriebes beobachtet haben, während er bei anderen Kaninchen und Hunden keinerlei Veränderung wahrnehmen konnte. Ein gleiches Resultat, wie das letztere, lieferten mehrere Versuche, die ich selbst anstellte, sowie die von Bopp und Rapp; ein französischer Beobachter dagegen will, nach Bardeleben's Angabe, Abnahme des Geschlechtstriebes beobachtet haben. Daß die bekanntlich bei brünstigen Hirschen stattfindende Anschwellung des Halses von der Schilddrüse herrührt, ist wohl nicht zu bezweifeln; anatomische Untersuchungen darüber sind mir jedoch nicht bekannt. Eine Anschwellung der Drüse während der Trächtigkeit will Bardeleben bei mehreren Hündinnen beobachtet haben. Nach der dritten der oben erwähnten Ansichten endlich hat die Function der Schilddrüse eine nähere Beziehung zum Gehirn. Schreger[2]) hat, wie ich glaube, diese Ansicht zuerst ausgesprochen, die später, wie es scheint, namentlich in dem Zusammenvorkommen von Kropf und Kretinismus eine Stütze gefunden hat. Er findet ihre Bestimmung in einer Mäßigung des Blutstroms zum Gehirn, wie dies anderwärts durch Wundernetze geschehe. Eine ganz ähnliche mechanische Function schreibt ihr in neuerer Zeit auch Maignien zu, nämlich die, die Carotiden zu comprimiren, um so den Zufluß des Bluts zum großen Gehirn zu verringern, zum kleinen (durch die Ar. vertebrales) zu vermehren. Er schloß dies aus dem Umstande, daß bei Hunden, die man nach starkem Laufen, wobei das (motorische) kleine Gehirn besonders mit Blut versorgt werden mußte, tödtete, die Schilddrüse sich stets sehr angeschwollen zeigte. Simon dagegen schreibt ihr die Function einer Ableitung des Bluts vom Gehirn auf chemischem, mehr indirectem Wege zu. Es soll, nach ihm, in derselben eine Secretion stattfinden zur Zeit der Unthätigkeit des Gehirns und aus dem zu dieser Zeit im Gehirn nicht verwendbaren Blute. Dieses Secret sammle sich an und komme dem Gehirn während dessen Thätigkeit zu Gute. In Bezug auf die Hypothese von Maignien ist schon oben erwähnt, daß aus einem Anschwellen der Schilddrüse bei angestrengter Respiration durchaus kein Schluß auf irgend eine Function

[1]) Comptes rendus, 1844. T. XVIII.

[2]) Fragmenta anat. et physiol. Fasc. I. Lips. 1791. de gland. thyreoid. off hypoth.

Digitized by Google

derselben gezogen werden kann. Ich sah so wenig als Bardeleben nach Exstirpation der Schilddrüse Blutandrang nach dem Kopfe entstehen. Was die Simon'sche Ansicht anbetrifft, so habe ich schon an einem anderen Orte [1]) darauf aufmerksam gemacht, daß von einem Secret, welches von den Venen oder Lymphgefäßen aufgenommen wird, jedenfalls also erst auf langen Umwegen zum Gehirn gelangt, nachdem es sich mit der ganzen Blutmasse vermischt hat, nicht anzunehmen ist, daß es dem Gehirn mehr als anderen Organen diene, abgesehen davon, daß wir uns von seiner Bestimmung im Gehirn keinen Begriff machen können. Es geht aus Allem hervor, daß sich durchaus keine nähere functionelle Beziehung zwischen der Schilddrüse und einem der genannten Apparate mit Sicherheit nachweisen läßt. Nur in Bezug auf die Geschlechtsorgane läßt sich ein gewisses sympathisches Verhältniß nicht absolut abläugnen, welches aber wohl kein anderes und ebenso dunkel ist, als das des Rachens und Kehlkopfs zu den genannten Organen. Die Function der Schilddrüse ist die Absonderung einer Flüssigkeit aus dem Blute in eigenthümliche Drüsenblasen, aus welchen ohne Zweifel dieselbe wieder in das Blut zurückgelangt. Es kann daher der Nutzen dieses Organs wohl nur ein allgemeiner für die ganze Blutmasse sein, was auch schon aus der großen Blutmenge, welche dieses Organ durchströmt, wahrscheinlich wird. Welches dieser Nutzen sei, die Beantwortung dieser Frage soll nach Betrachtung der übrigen Blutdrüsen versucht werden.

II. Thymusdrüse.

Eine Thymus wurde bis vor Kurzem allgemein als nur dem Menschen und den Säugethieren zukommend betrachtet. Es ist besonders Simon's Verdienst, deren Vorkommen bei Vögeln und Amphibien nachgewiesen zu haben. Daß sie auch in der Classe der Fische nicht ganz fehlt, werde ich im Folgenden zeigen. Immer steht dieselbe in nahem Lageverhältniß zu den Athmungsorganen, und es wurde aus diesem Grunde auch immer eine functionelle Beziehung zwischen beiden Organen angenommen und die Thymus als Nebendrüse des Respirationsapparats beschrieben.

1. Anatomie.

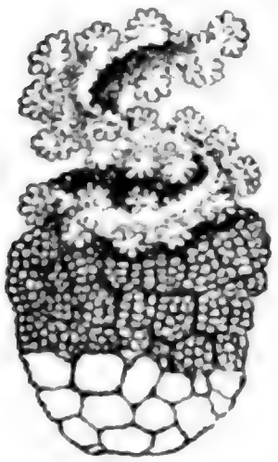
A. Mensch und Säugethiere. Die Thymus des Menschen besitzt als Hülle eine sehr gefäßreiche Haut, die aus Bindegewebe und elastischen Fasern besteht, und in welcher sich auch einzelne Nerven, deren Fasern den Charakter der dünnen organischen haben, nachweisen lassen. Diese Hülle umgiebt die Drüse nur locker und läßt sich leicht ablösen. Die Substanz der Thymus ist weißgrau, weich, und es läßt sich aus derselben zur Zeit der Blüthe des Organs beim Einschneiden eine weißliche, trübe, klebrige, durch Säuren und Hitze gerinnende Flüssigkeit ausdrücken, welche nebst Blutkörperchen die unten zu beschreibenden Bestandtheile des Drüseninhalts zeigt. Der Bau der Drüse im Zustande ihrer vollkommenen Ausbildung ist folgender. Sie besteht aus zahlreichen, größeren und kleineren, durch Bindegewebe und Gefäße verbundenen Lappen. Trennt man diese sorgfältig von

[1]) In m. Schrift über die Nebennieren.

Digitized by Google

einander, indem man namentlich die Gefäße durchschneidet, so läßt sich am Ende jede Thymushälfte zu einem langen, bandartigen, stellenweise knotig angeschwollenen Körper entwickeln, an dem man einen centralen Verbindungstheil und an diesem ringsherum anhängende Läppchen unterscheiden kann.

Fig. 1.
Schematische Darstellung des Baues der menschl. Thymus.



Dieser lange Körper ist in einer Art Spiraltour zusammengelegt, und dadurch sind die Lappen dicht auf einander gedrängt und in dieser Lage durch Bindegewebe und Gefäße verbunden und von der gemeinsamen Hülle umgeben, wodurch eben die Kürze und mehr rundliche Gestalt des Organs bedingt ist, wie ich in beistehender Idealzeichnung zu veranschaulichen gesucht habe. Jeder Lappen besteht aus mehreren konischen, nach außen breiten und mit dem schmalen Ende am centralen Theile festsitzenden Läppchen, welche in Folge dieser Anordnung, die eine stärkere wechselseitige Abplattung der breiten Basis bedingt, auf der Oberfläche des Organs polygonale, von Gefäßen umgebende Felder darstellen. Jedes Läppchen besteht aus gruppenweise vereinigten, sessilen, hohlen Halbkugeln (Beeren, Acini) von ungefähr $^1/_3$—$^3/_4$‴, deren Höhlung durch eine weite Oeffnung mit der allen Beeren gemeinschaftlichen Höhle eines Läppchens zusammenhängt. Daß diese Beeren nicht geschlossene Bläschen sind, wie Berres und Bischoff annehmen, davon kann man sich sowohl durch Untersuchung der entwickelten Drüse, als durch das Studium der Entwickelungsgeschichte auf das Entschiedenste überzeugen. Die Höhle eines jeden Läppchens hängt mit einer centralen, durch die ganze Länge einer Drüsenhälfte verlaufenden Höhlung zusammen. Diese centrale Höhle ist, weil die Wandungen derselben meist ziemlich genau auf einander liegen, nicht sogleich sichtbar und daher von Vielen (u. a. von Haugstedt und Bischoff) geläugnet; man kann sich aber durch Aufblasen oder Injection von Flüssigkeiten, wie namentlich A. Cooper dargethan, von ihrer Anwesenheit überzeugen, und noch entschiedener wird das Dasein derselben durch die Entwickelungsgeschichte bewiesen. Bisweilen, wenn sie etwas mehr als gewöhnlich Flüssigkeit enthält, ist sie schon ohne alle Hülfsmittel kenntlich. Die Thymus kann, wie aus dem Gesagten erhellt, einer acinösen Drüse verglichen werden, welche statt eines Ausführungsganges eine geschlossene centrale Höhle besitzt. Die Wandungen der Acini, und somit der Läppchen und Lappen, bestehen aus einer feinen, structurlosen Drüsenmembran, welche außen von einem feinen Blutgefäßnetz umsponnen und vom Bindegewebe umhüllt ist. Innerhalb dieser Drüsenmembran befindet sich der Drüseninhalt, der, ausgedrückt, eine dickliche, trübe, weißliche Flüssigkeit darstellt. Die Acini sind von diesem Inhalt ganz ausgefüllt, während derselbe in den größeren Hohlräumen, wie es scheint, nur die Wände belegt. Die mikroskopischen Bestandtheile dieses Drüseninhalts sind, nebst einem eiweißreichen Plasma, welches feine Fettkörnchen und in Kali lösliche Körnchen enthält: 1) Kerne von 0,003—0,006^{mm} (selten bis 0,010^{mm}) von scheibenförmig-platter Gestalt, körnig durch eingesprengte, bald dunkler, bald heller erscheinende Körner, unlöslich in Essigsäure. Beim Embryo sind die meisten bläschenartig, blaß, mit einem Nucleolus versehen. 2) Zellen. Nach Simon finden sich solche bloß zur Zeit der Involution der Thymus; ich habe, mit wenigen Ausnahmen, immer

und in nicht unbeträchtlicher Anzahl sowohl bei Neugebornen, als bei Kindern in den ersten Lebensjahren und beim Embryo Zellen gefunden. Dieselben sind verschieden, die einen klein, den Lymphkörperchen ähnlich, mit den Kern ziemlich eng umschließender Membran, 0,007 — 0,009^{mm} im Durchmesser haltend; andere sind größer (von 0,015^{mm}), blaß, zart, mit einem bald rundlichen und scharf gezeichneten, bald undeutlichen Kern; andere ebenso große, mit oder ohne Kern, enthalten kleine Fettkörnchen; noch andere endlich, und diese finden sich namentlich nach der Periode der Reife des Organs, sind blasse, kernlose, mit Fett gefüllte Blasen. 3) Ferner enthält der Drüseninhalt zu allen Zeiten, vor, während und nach der Reife des Organs, in größter Menge aber in letzterer Periode, eigenthümliche zellenartige Gebilde, welche ich die concentrischen Körper der Thymus nennen will. Man kann unter denselben einfache und zusammengesetzte Formen unterscheiden. Die ersteren sind rundliche Blasen von 0,017 — 0,020^{mm} im Durchmesser, welche eine sehr dicke, concentrisch gestreifte Hülle haben und im Innern bald nichts als eine homogene, fettige, schillernde Masse, bald daneben noch einen Kern oder ein körniges Conglomerat oder zerstreute, feine Körner enthalten. Die anderen sind größer (bis zu 0,060^{mm}) und bestehen aus mehreren der genannten Blasen, die von einer gemeinsamen, ebenfalls concentrisch gestreiften Hülle umgeben und zu einem Ganzen verbunden sind. Durch Anwendung von Druck und Zusatz von Ammoniak lassen sich dieselben in einzelne, platte, gefaltete, zarte Zellen mit blassen Kernen zerlegen, welche nebst freien Kernen, Fettkörnchen ꝛc. in der gemeinsamen Hülle lagen. Aus diesen Blasen, sowie aus den einfachen, sieht man bei Anwendung von Kali oder Ammoniak nicht selten ölige Tropfen austreten, und bisweilen brechen die Hüllen in starre, halbmondförmige, scherbenähnliche Stücke auseinander. Es scheinen diese Körper identisch zu sein mit denen, welche Henle[1]) als Hassall'sche concentrische Körperchen des Bluts bezeichnet. Aehnliche bildet auch Valentin[2]) aus dem Unterhautzellgewebe der Fußsohle eines fünfmonatlichen Embryo ab. Was die Bildungsweise dieser Körper betrifft, so ist wohl nicht zu bezweifeln, daß sie aus Drüsenzellen durch Fettmetamorphose des Inhalts dieser entstehen und sich eng an die unter 2. beschriebenen Formen anschließen. Diese Umwandlung erfolgt bald in einzelnen, bald in gruppenweise zusammengehäuften Zellen, um welche sich secundär eine Membran bildet, und dadurch entstehen die beiderlei Formen. Die concentrische Streifung ist wohl nicht bloß, wie Henle vermuthet, ein durch eigenthümliche Brechungsverhältnisse des Fetts (wie z. B. bei den doppelten Contouren des Nervenmarks) bedingtes optisches Phänomen, sondern, was namentlich die dickwandigen, streifigen Zellenfragmente zu beweisen scheinen, wirklich der Ausdruck eines lamellösen Baues[3]). Dieser Drüseninhalt belegt nun, wie oben bemerkt, die Innenwand der centralen Höhle und ihrer Ausstülpungen. A. Cooper nahm an, eine Schleimhaut bekleide die Innenwand der Höhle und ihrer Ausstülpungen, und das Ansehen dieser Innenfläche ist allerdings dem einer Schleimhaut nicht ganz unähnlich; allein auch nur das Ansehen, denn andere Bestandtheile als die beschriebenen des Drüseninhalts findet man nirgends, und eine andere Membran, als die oben beschriebene Drüsenmembran, ist nicht vorhanden. Die zahlreichen feinen Blutgefäße, die man nach

---

[1]) Rationelle Pathologie. II. 149. — Zeitschrift für rat. Med. VIII.
[2]) Dieses Handwörterbuch, I. Tab. I. Fig. 4. b. c. d. e. g. Seite 643.
[3]) Abbildungen der beschriebenen Formelemente s. in Icones physiol. 2te Aufl.

Eröffnung der Centralhöhle an den Wänden derselben — in der vermeintlichen Schleimhaut — verlaufen sieht, liegen nicht innerhalb, sondern außerhalb der Drüsenmembran und umgeben die Basis der Läppchen und Acini. Der hier geschilderte Bau der Thymus kann auf doppeltem Wege zur Anschauung gebracht werden, einmal an der ausgebildeten Drüse durch Injection von der centralen Höhle aus, ein Weg, den A. Cooper auf möglichst erfolgreiche Weise betreten hat, und dann durch das Studium der Entwickelung. Die letztere Methode hat Simon gewählt und sie ist allein im Stande, uns ein ganz vollständiges Bild des Baues zu geben.

Die Blutgefäße, welche von verschiedenen Punkten (A. thyreoid. inf., A. mam. int.) an die Thymus gelangen, verbreiten sich, nachdem sie die Hülle mit zahlreichen Zweigen versehen haben, zwischen den Lappen und Läppchen und tragen zur Verbindung derselben bei, so daß man, wenn man die Drüse entwickeln will, dieselben vorher durchschneiden muß. Schließlich bilden sie ein äußerst dichtes Netzwerk auf der äußeren Fläche der Drüsenmembran, welches jeden Acinus mit einem sehr engmaschigen Geflecht umgiebt. Nach Berres messen die Gefäßchen $^1/_{208}$‴, die Maschen $^1/_{204}$‴. Die Venen münden namentlich in die Vena innominata, aber auch in die Vv. mamm. int. und thyreoid. inf. Die Lymphgefäße sind besonders leicht an der Thymus des Kalbes und der Ziege darzustellen. Auf der Rückenfläche derselben liegen zahlreiche Lymphdrüsen und von diesen läuft jederseits auf dem sogenannten Horn der Drüse ein starkes, selbst mit Wachs leicht injicirbares Lymphgefäß herab, das sich an der Verbindungsstelle der Vena jugul. und cava sup. einmündet [1]). Den Inhalt dieser Lymphgefäße fand ich von dem anderer Saugadern durchaus nicht verschieden. Nerven. In dem die Drüsenmembran umgebenden Bindegewebe und in der Zellhaut habe ich einzelne, jedoch nicht zahlreiche, dünne Nervenfasern angetroffen. Von feinen Ramificationen und Geflechten sympathischer Nerven zwischen der Drüsensubstanz, wie sie Pappenheim beschreibt, konnte ich nichts wahrnehmen, und vermuthe mit Simon, er habe elastisches Gewebe dafür genommen. Die Quelle der Nerven für die Thymus ist namentlich das den Ursprung der A. subclavia umgebende sympathische Geflecht, welches besonders aus dem mittleren und unteren Halsganglion entsteht und mehreren die A. mammaria int. und ihre Aeste (Aa. thymicae etc.) begleitende Zweige abgiebt. Unbeständige Zweige kommen auch aus dem N. vagus, phrenicus, glossopharyngeus; es ist jedoch nicht außer Acht zu lassen, daß bisweilen Aeste dieser Nerven zum Plexus cardiacus nur durch die Drüse, d. h. zwischen deren Lappen hindurchgehen, wie dies von A. Cooper und Simon gesehen wurde.

Die gegebene Beschreibung der Thymus gilt vorzugsweise für die des Menschen; bei den Säugethieren ist der Bau in allen wesentlichen Punkten derselbe und die Unterschiede betreffen mehr nur die Form und Lage; so ist z. B. bei den Raubthieren bloß ein Brusttheil vorhanden, während bei den Wiederkäuern sich ein sehr entwickelter, bis an den Unterkieferwinkel reichender Halstheil findet. Physiologisch wichtiger sind die Verschiedenheiten in Bezug auf die Zeit der Involution der Drüse; von diesen soll weiter unten die Rede sein.

Chemische Beschaffenheit des Inhalts. Vor und zur Zeit der Reife entspricht die chemische Zusammensetzung desselben derjenigen eines

[1]) A. Cooper, l. i. c. Tab. II. F. 16.

Digitized by Google

sehr concentrirten Blutplasma, nur fehlt die flüssige Fibrine. Simon giebt von der Drüse (im Ganzen) eines drei Monate alten Kalbes folgende Bestandtheile an:

Wasser	77,20
Fibrin, Leim (wohl von den Hüllen) und Spuren von Fett	12,72
Proteinverbindungen zwischen Albumin und Casein	4,13
Wasserextract	3,80
Salze, besonders phosphorsaures Natron, Kalk	2,15
	100,000

Nach der Periode der Reife überwiegt mehr und mehr der Fettgehalt.

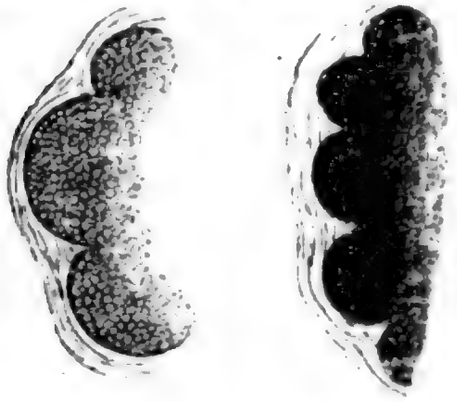
Entwickelung und Involution der Thymus. 1) Zeitverhältnisse. Die Thymus ist ein Organ, dessen Thätigkeit auf eine verhältnißmäßig kurze Zeitdauer beschränkt ist, dies zeigt schon eine einfache Vergleichung der Thymus des Kindes mit der eines Erwachsenen. Es ist nun aber von der größten Wichtigkeit, genau zu wissen, zu welcher Zeit die Thymus ihre vollkommene Entwickelung erreicht und wann sie beginnt, sich zurückzubilden; es wird damit die Frage beantwortet, welches die eigentliche Zeit ihrer Thätigkeit sei, da ja stets die Ausbildung eines Organs in geradem Verhältniß zu dessen Thätigkeit steht. Beim menschlichen Embryo setzt Haugstedt den Zeitpunkt des ersten Erscheinens derselben in Form zwei kleiner, länglicher, auf dem Pericardium gelagerter Massen in die neunte bis zehnte Woche. Dies gilt allerdings für das dem bloßen Auge Sichtbarwerden; mit dem Mikroskop ist die erste Anlage schon viel früher wahrzunehmen. Sie wächst nun fortwährend, erreicht im sechsten Monat die Schilddrüse und enthält im siebenten schon den oben beschriebenen zähen weißlichen Saft, sie erreicht aber ihre höchste Entwickelung nicht mit dem Ende des Embryolebens, sondern sie wächst auch nach der Geburt noch längere Zeit fort. Dieser Satz, den schon Hewson[1]) ausgesprochen, ist namentlich durch die Untersuchungen von Haugstedt auf das Entschiedenste festgestellt, und zwar sowohl für den Menschen als für eine Anzahl von Säugethieren (Schwein, Rind, Schaf, Hund, Katze, Kaninchen). Weit schwieriger, wenn nicht unmöglich, ist es aber, genau den Zeitpunkt festzustellen, zu welchem die Drüse ihre höchste Entwickelung erreicht hat und wann sie beginnt sich zurückzubilden. Einmal finden ohne Zweifel hierin zahlreiche individuelle Verschiedenheiten statt. Bedenken wir, wie verschieden der Zustand der Ernährung und des Wachsthums und damit wohl auch alle übrigen Lebensthätigkeiten bei verschiedenen Kindern sind, so wird es uns nicht auffallen, auch in Bezug auf die Größe der Thymus sehr bedeutende Verschiedenheiten zu finden. Simon nimmt als Mittel aus mehreren Untersuchungen für ein Pfund Körpergewicht des Neugebornen 22 Gran Thymus an. Bei geringem Körpergewicht, bei schlecht genährten Kindern ist nun nicht nur absolut, sondern auch relativ weniger Thymus vorhanden, und umgekehrt; so z. B. waren bei einem 9 Pfund schweren Neugebornen 240 Gr. Thymus statt 198; bei einem 5 Pfund schweren nur 84 statt 110. Es findet also ein Einfluß der individuellen Constitution auf die Entwickelung der Thymus statt; dieser Einfluß wird aber dadurch sehr schwer zu ermessen, daß andere wichtige Factoren nicht davon getrennt werden können. Der Zustand der Thymus, der Grad ihrer Füllung und somit das Gewicht, die chemische Beschaffenheit des Inhaltes bleiben sich nämlich ohne Zweifel auch im vollkom-

[1]) Experimental inquiries. III, 86.

Digitized by Google

men gesunden Zustande nicht gleich, sondern ändern sich vielfach in einer noch nie gekannten Weise je nach gewissen physiologischen Zuständen des Körpers, der Nahrungsaufnahme ꝛc., vielleicht in kurzen Zwischenräumen, und es kann daher der dem Tode unmittelbar vorangehende Zustand eine nicht unbedeutende Verschiedenheit in Größe und Beschaffenheit der Thymus bedingen, die mit in Anschlag gebracht werden muß, wenn ein Urtheil über die normale Dauer der Thymus möglich sein soll. So wissen wir aus mehreren Erfahrungen, daß Körperbewegung vorübergehend oder bleibend ein Schwinden der Thymus veranlaßt. Wharton [1]) beobachtete, daß bei jungen Ochsen, die an den Pflug gespannt werden, die Thymus viel früher schwindet als bei anderen, daß sie sogar im ersten Jahre schwindet, während sie sonst bis ins fünfte sich erhält. Gulliver [2]) giebt an, daß in übergetriebenen Lämmern die Thymus bald bedeutend einschrumpfe und fast ganz ohne Flüssigkeit sei, daß sie aber eben so schnell wieder sich fülle bei Ruhe und reichlicher Nahrung. Endlich bilden krankhafte Zustände des Körpers ein wichtiges, noch kaum gewürdigtes Moment. Es scheinen dieselben, wie ich aus mehreren Beobachtungen sehe, einen sehr bedeutenden Einfluß auf die Thymus auszuüben, der vielleicht mehr als alles Andere geeignet ist, Licht auf die Function dieses Organs zu werfen. So war z. B. bei vier an Pneumonie verstorbenen Kindern (von 8 Tagen, 4 und 6 Monaten und 2 Jahren) die Thymus welk, schlaff, zäh, gelb und enthielt durchaus nur Fettkörnchen, von den Drüsenkernen ꝛc. nur noch vereinzelte Spuren, so daß die Acini unter dem Mikroskop ganz undurchsichtig, schwarz erschienen, also statt des proteinreichen Inhalts fast nur Fett. Es ist dies ein Zustand, in welchem die Drüse sich sonst erst nach der Pubertät befindet. Es wäre zu wünschen, daß an Orten, wo über ein großes Material disponirt werden kann, z. B. in Findelhäusern, diesem Gegenstande Aufmerksamkeit geschenkt würde.

Fig. 2 a. Fig. 2 b.



Acini der Thymus, a. eines gesunden, b. eines an Pneumonie gestorbenen Kindes.

Aus dem Gesagten erhellt, daß es nicht möglich ist, einen bestimmten Zeitpunkt für die höchste Entwickelung und die Rückbildung der Thymus anzugeben; das Alter ist nur eines der Momente, welche auf den Gang der Entwickelung und Rückbildung einen Einfluß ausüben, man wird daher erst dann, wenn man auch die übrigen Factoren kennt, bestimmen können, wieviel auf Rechnung der naturgemäßen Altersinvolution der Thymus kommt. Einstweilen kann man mit Simon als annähernd richtig folgenden Entwickelungsgang aufstellen:

1) In der Periode zunächst der Geburt ist die Thätigkeit der Drüse auffallend; sie wächst und füllt sich mit Flüssigkeit; ihr Wachsthum übertrifft das Allgemeine des Körpers um ein Bedeutendes. 2) Dann wächst sie während mehrerer Monate in geringerem Grade, dem allgemeinen Wachsthum entsprechend, die weitere Vergrößerung hört ungefähr im zweiten Jahre nach der Geburt auf. 3) Von hier an eine sehr verschieden lange Zeit hindurch bleibt sie stationair und erleidet dann allmälig, bei ziemlich gleichbleibendem Volumen,

[1]) Bei Simon am unten anzuf. Orte. S. 29, 54.
[2]) Gerber's allgem. Anat. engl. Uebers. Appendix. S. 98.

Digitized by Google

eine Umwandlung in Fettgewebe. Simon setzt diese letztere Veränderung in das 8te bis 12te Jahr; es scheint mir aber diese Gränze viel zu eng; denn ich habe bei gesunden, plötzlich verstorbenen Personen von 15, 19 und 24 Jahren die Thymus noch vollkommen im kindlichen Zustande, voll von Flüssigkeit, ohne alle Fettumwandlung des Inhalts und mit vollkommen erhaltener Drüsenstructur gefunden. 4) Noch ungewisser ist die Dauer des Schwindens und die Epoche des völligen Verschwindens. In dem, später noch genauer zu beschreibenden Zustande der Fettmetamorphose habe ich die Thymus noch im 30sten, 40sten und 45sten Jahre ohne Größeabnahme gefunden. Reste davon auf dem Pericardium findet man bei sorgfältiger Untersuchung noch viel später, und auch Krause giebt an, daß er bisweilen bis zum 50sten Jahre und später eine Thymus gefunden habe. Auf die sogenannte Persistenz der Thymus bei einigen Säugethieren komme ich weiter unten zu sprechen; vorerst haben wir die

2) Structurverhältnisse bei der Entwickelung und Involution zu betrachten. A. Die Entwickelungsgeschichte der Thymus ist besonders durch die schönen Untersuchungen von Simon, die ich in allen Hauptpunkten bestätigen kann, aufgeklärt worden. a) Die früheste Form, in welcher derselbe (bei Schweine- und Rindsembryonen) die Thymus beobachtete, war die einer aus einer zarten durchsichtigen Haut gebildeten Röhre, die längs der Carotiden lag und körnige Masse enthielt. Wahrscheinlich entsteht diese Röhre durch Verschmelzung einer Zellenreihe. b) Auf dieser einfachen Röhre sprossen nun Follikeln hervor, die von derselben Haut gebildet sind, denselben Inhalt haben und durch eine etwas engere Stelle mit der primitiven Röhre zusammenhängen (die späteren Läppchen). c) Haben diese Follikel den Umfang von etwa $^3/_4$ einer Kugel erreicht, so fangen sie an, sich zu verzweigen, d. h. es bilden sich an denselben secundäre sessile Follikeln (die Acini) [1]). In der reifen Thymus ist nun die primäre Röhre, obgleich sie auch mit fortgewachsen ist, ganz versteckt unter den zahlreichen Ausbuchtungen derselben und wurde daher vielfach übersehen. Ihre Höhle ist die oben beschriebene centrale Höhle der Thymus, der Inhalt der oben erwähnte. B. Involution. Die Thymus verwandelt sich nach der Periode ihrer Blüthe unter Abnahme des Volumens und Gewichts in Fett und Bindegewebe. Sie wird dabei allmälig ärmer an Feuchtigkeit, platter, zäh, welk, gelb, die Lappung (wegen geringerer Füllung der Läppchen und Acini) deutlicher; sie läßt sich leicht membranartig ausbreiten und zeigt in einer weißröthlichen Grundlage (welche aus noch unverwandelten gefäßreichen Drüsentheilen besteht) gelbliche Punkte oder Streifen von Fett, welche dieselbe durchziehen und mehr und mehr verdrängen, während zugleich auch im umgebenden Bindegewebe die Menge des Fettes zunimmt. Weißgelbe Pünktchen, aus feinkörnigem Fett und concentrischen Körpern bestehend, sieht man oft schon in ganz jugendlichen Organen und beim Neugebornen eingesprengt. Die morphologischen Vorgänge während dieser Fettmetamorphose sind nicht in allen Fällen die gleichen; bald findet man die Acini durchaus nur mit feinen Fettkörnchen gefüllt, wie z. B. in dem oben Fig. 2 b. abgebildeten Fall; ein andermal sind namentlich Zellen vorhanden von verschiedener Größe, bald mit, bald ohne Kern, die als Inhalt entweder dieselben feinen Fettkörnchen oder aber homogenes flüssiges Fett enthalten, das nicht selten bei Anwendung von Ammoniak in Tropfen austritt. Von diesen Zellen zu den concentrischen Körpern finden sich zahl-

[1]) Siehe oben Fig. 1.

Digitized by Google

reiche Uebergänge, die es klar machen, daß diese, wie schon oben bemerkt, aus Zellen, deren Inhalt sich in Fett umwandelt, hervorgehen. Auch die Kerne wandeln sich häufig in Fett um; manche derselben enthalten zahlreiche Fettkörnchen, andere sind selbst ganz in fettartig schillernde Körper umgewandelt. Der gewöhnliche Gang ist also wohl der, daß die um die Drüsenkerne gebildeten Zellen sich mit Fett füllen, das sich entweder in Form von Körnchen oder als flüssiger Inhalt in denselben ansammelt. Die auf diese Weise gebildeten Fettzellen, welche man secundäre nennen kann, da sie erst aus Drüsenzellen hervorgehen, persistiren wohl theils als solche, theils gehen sie zu Grund und lassen das enthaltene Fett austreten. Daß aber alle freie Fettkörnchen in Zellen enthalten waren, will ich damit nicht behaupten. Die Drüsenmembran ist im Anfang dieser Umwandlung noch ganz deutlich zu erkennen, später verschwindet sie, und es sind dann die Haufen von Fettblasen oder Fettkörnchen, die übrigens oft noch lange die Form der Acini beibehalten, unmittelbar vom Bindegewebe begränzt. Allmälig lagert sich in diesem letzteren auch Fett ab und damit geht selbst die äußere Form der früheren Drüse verloren. Die Umwandlung in Bindegewebe läßt sich namentlich in einzelnen Fällen, wo sie auf größere Strecken ohne Fettbildung auftritt, verfolgen. Man sieht dann einzelne Läppchen und Acini, die der Form nach noch ganz deutlich sind, aber aus länglichen Kernen bestehen, welche in eine structurlose Masse eingebettet sind und sich nur schwer von einander isoliren lassen. Es ist anzunehmen, daß um die Drüsenkerne hier ein Blastem sich ablagert, das sich in der von Henle vermutheten Weise in Fasern spaltet; wenigstens sieht man nach einiger Zerfaserung am Rande hier und da grobe kernhaltige Fasern vorstehen, die wahrscheinlich allmälig in feinere (Bindegewebe-) Fibrillen zerfallen.

Es ist nun hier der Ort, eine physiologisch wichtige Frage, nämlich die noch der Persistenz der Thymus bei einzelnen Säugethieren zu erörtern. Bekanntlich haben mehrere Autoren die Behauptung aufgestellt, daß bei einzelnen Säugethieren, namentlich aber bei den winterschlafenden, die Thymus sich das ganze Leben hindurch erhalte, und haben darauf eine physiologische Theorie über den Nutzen der Thymus gebaut. Es ist diese Ansicht, wie sich aus dem Folgenden genauer ergeben wird, entstanden durch eine Verwechselung der Thymus mit anderen in der Nähe liegenden Organen. Bei mehreren Säugethieren, so bei den Chiropteren, mehreren Insectivoren (Igel, Maulwurf, Spitzmaus), vielen Nagern (Arctomys, Cricetus, Myorus, der Maus, dem Kaninchen) findet sich eine bald mehr, bald minder entwickelte, bald mehr drüsig, bald mehr fettähnlich aussehende gelappte Masse, welche sich vom oberen Theil der Brusthöhle an den Hals, in die Achselhöhle und über einen Theil des Rückens erstreckt. Rudolphi [1]) nannte diese Organe »Fettdrüsen«; Barkow [2]) bezeichnete sie mit dem Namen der »Winterschlafdrüse«. Wir wollen die erstere Benennung als die passendere beibehalten. Man kann an diesen Organen mehrere Abtheilungen unterscheiden, und zwar einen in der Brusthöhle neben der Thymus oder an deren Stelle gelegenen Theil (portio thoracica), und zwei von da aufsteigende partes cervicales, die in eine oberflächliche und tiefe Lage gespalten nach aufwärts ziehen zum Unterkieferwinkel und Hinterhaupt und nach auswärts zum Acromion. Diese stehen, durch Verlängerungen, welche

[1]) Physiologie. I. 244.
[2]) Ueber den Winterschlaf. Breslau, 1845.

Digitized by Google

hinter den Schlüsselbeinen herabziehen, in Verbindung mit der Portio axillaris, die unter dem M. pectoralis maior und in der Achselhöhle liegt: die paarige Portio dorsalis endlich, die besonders bei den Fledermäusen sehr stark ist, liegt zwischen den Schulterblättern und steht ebenfalls mit den Halstheilen in Verbindung. Größe, Farbe, äußeres Ansehen und Bau dieser Organe sind sowohl bei verschiedenen Thieren als bei demselben Thiere nach Alter und Jahreszeit verschieden. Im Wesentlichen bestehen dieselben immer aus dicht zu Läppchen und Lappen zusammengehäuften polygonalen Zellen von circa 0,025^{mm} im Durchmesser, die, wie es scheint, in ein structurloses Stroma eingesenkt und nur schwer von einander isolirbar sind. Die einzelnen Zellen umspinnt ein dichtes Netz von Capillaren, deren Durchmesser den der Blutkörperchen nicht übersteigt. (In beistehender Figur sind von * an die Gefäße weggelassen, um die Zellen deutlicher erscheinen zu lassen.) Der Inhalt dieser Zellen ist nach Alter und Jahreszeit verschieden und davon hängt eben das verschiedene Ansehen der Drüse ab. In jugendlichen Thieren und bei Winterschläfern, z. B. unseren Fledermäusen, vorübergehend im Winter, ist der Zelleninhalt reich an Proteinsubstanzen, feine in Kali lösliche Körner enthaltend; nach Anwendung von Kali erkennt man deutlich die einzelnen Zellen mit Kernen von 0,007^{mm}, bei älteren Thieren und im Sommer sind die Zellen mit Fettkörnchen dicht angefüllt, und erst nach Anwendung von Aether als solche zu erkennen. Mit der ersteren Beschaffenheit fällt, wie schon Pallas [1]) beobachtete, eine bedeutendere Entwickelung des ganzen Organs zusammen. Es ist nun namentlich die Verwechselung dieser Organe mit der Thymus, wodurch in die Lehre von der letzteren viel Irrthümliches gebracht wurde. Dieselben erstrecken sich nämlich, wie wir gesehen, auch in die Brusthöhle und nehmen nach der Involution dieser deren Stelle ein. Aus diesem Grunde haben mehrere Anatomen nicht nur diese Brustportion, sondern auch alle übrigen, damit zusammenhängenden Theile der Fettdrüsen für Thymus gehalten und angenommen, daß dieselbe bei diesen Thieren ein ganz ungewöhnliches Volumen erreiche. Namentlich haben Prunelle [2]), Meckel [3]) und Tiedemann [4]) diese Behauptung aufgestellt, und weil sie die Fettdrüsen zu jeder Zeit fanden, angenommen, die Thymus erhalte sich bei denselben das ganze Leben hindurch. Obgleich nun schon Jacobson [5]) aussprach, daß Thymus und Fettdrüsen zweierlei Organe seien, so hat doch der beste und neueste Schriftsteller [6]) über das erstere Organ die beiden wieder verwechselt und behauptet, die in Fett umgewandelte große Thymus (eben die Fettdrüsen) persistire beim Murmelthier und auch bei den Fledermäusen das ganze Leben

Fig. 3.
Stück der Fettdrüse vom Igel.

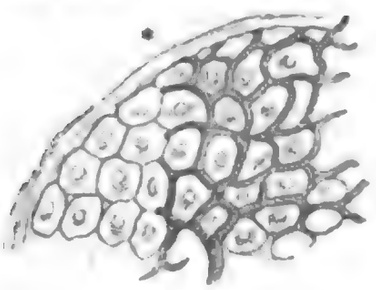


Fig. 4.
Rand der Fettdrüse von Vesp. murinus. Die Zellen mit Fett gefüllt.

[1]) Novae species e glirium ordine. Erlangae 1778. p. 117, 118.
[2]) Gilbert's Annalen. Band 41. — Meckel's Archiv, I. 494.
[3]) Abhandlung aus der menschl. u. vergl Anatomie. Halle 1806. — Archiv, I. 494.
[4]) Meckel's Archiv, l. c.
[5]) Meckel's Archiv, III. 151.
[6]) Simon, l. i. c. S. 41, 47.

Digitized by Google

hindurch und es bildet dies eine der bedeutenderen Stützen für dessen Theorie über den Nutzen der Thymus. Eine sorgfältige Verfolgung der Entwickelung zeigt, daß die Fettdrüsen durchaus nichts mit der Thymus gemein haben. Bei allen den genannten Thieren findet man in der Jugend eine ganz deutliche Thymus von gewöhnlichem Bau und Volumen, später aber schwindet sie wie überall, und man findet dann an deren Stelle nur die Portio thoracica der Fettdrüse. So findet z. B. beim neugebornen Igel gar keine Verbindung der beiderlei Organe statt, während man bei fast erwachsenen Thieren den Rest der Thymus ganz in die Fettdrüse eingehüllt findet; bei einem jungen Murmelthier fand ich die erstere, schon im involvirten Zustande, ebenfalls ganz von der Fettdrüse bedeckt. Bei Fledermaussäuglingen ist die Thymus sehr entwickelt, bei Erwachsenen ist sie ganz geschwunden und deren Stelle von der Fettdrüse eingenommen. Die Thymus persistirt also bei diesen Thieren nicht nur nicht, sondern sie scheint sogar eher früher als bei anderen zu schwinden. Die Angabe der oben genannten Autoren, daß die Thymus bei Winterschläfern im Winter anschwelle, bezieht sich ebenfalls nur auf die Fettdrüsen, die, wie oben bemerkt, im Winter sich allerdings etwas vergrößern. Wir haben diese Organe »Drüsen« genannt; läßt sich diese Benennung rechtfertigen? Ich glaube, ja; es schließen sich diese Organe in mehr als einer Beziehung an die Blutgefäßdrüsen an. Eine Drüsenmembran um die Zellenhaufen ist allerdings nicht nachzuweisen, allein wir dürfen wohl die einzelnen Zellen selbst als Drüsenblasen betrachten. Die einfachsten Blasen der Nebennieren sind ja ebenfalls nur Zellen, und so ist es wohl auch hier. Die Zellen persistiren, wie namentlich auch die regelmäßige Gefäßanordnung zu zeigen scheint, und es ändert sich nur der Zellen- oder Drüseninhalt.

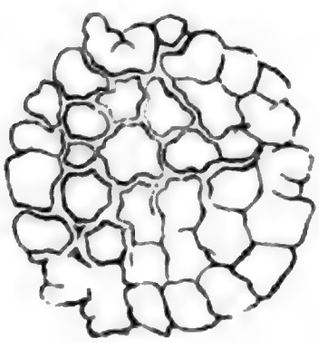
B. Die Thymus der Vögel, die sonderbarer Weise bis in die neueste Zeit ganz übersehen wurde (selbst Stannius in seinem Lehrbuch erwähnt sie noch nicht), liegt jederseits ziemlich oberflächlich auf beiden Seiten des Halses an der äußeren Seite der Vena jugularis und des Nervus vagus und erstreckt sich von der Schilddrüse, auf welcher sie unten aufliegt, also aus der Brusthöhle nach aufwärts in einer bei verschiedenen Ordnungen verschiedenen Ausdehnung. Während sie bei den hühnerartigen Vögeln, den Storch, Reiher und vermuthlich allen Sumpfvögeln und bei den Schwimmvögeln, etwas über der Mitte des Halses aufhört, geht sie bei den Singvögeln und Raubvögeln bis hinter die Zungenbeinhörner und den Unterkieferwinkel hinauf. Bei manchen Vögeln, deutlich z. B. bei jungen Enten, jungen Fringillen, besteht sie aus mehreren, 5 — 6 vollkommen von einander getrennten Abtheilungen, bei anderen, z. B. dem Hühnchen, scheint sie eine zusammenhängende Röhre zu bilden, die aber doch bei genauerer Untersuchung wenigstens zwei von einander gesonderte Abtheilungen zeigt. Die Größe der Thymus ist wie bei den Säugethieren sehr verschieden nach dem Alter; sie ist auch hier ein Organ, das nur der ersten Lebenszeit angehört und später sich zurückbildet: allein in Bezug auf den Zeitpunkt dieser Zurückbildung scheinen zwischen den einzelnen Ordnungen nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten obzuwalten. Während z. B. beim einjährigen und noch beim zweijährigen Storch die Thymus sehr groß ist und noch den vollkommenen Bau der reifen Thymus besitzt, schwindet sie z. B. beim Raben und den Raubvögeln viel früher. Diese Unterschiede, die ohne Zweifel zu der Lebensdauer und Lebensweise in bestimmter Beziehung stehen, sind sowohl in zoologischer als physiologischer Beziehung nicht unwichtig und verdienen genauer erforscht zu werden. Zur Zeit der Blüthe hat die Thymus jedenfalls ein

Digitized by Google

ziemlich beträchtliches Volumen, so daß es wirklich zu verwundern ist, wie sie so lange unerkannt bleiben konnte. Sie bildet eine platte, drüsige, gelappte, röthlichweiße, zusammenhängende oder in mehreren Abtheilungen zerfallene Masse, auf deren Oberfläche sich ein zierliches Gefäßnetz ausbreitet. Nach der Involution bildet sie eine platte, bandartige Masse, die natürlich bei kleinen Vögeln fadendünn ist, aber auch hier, wenn man einmal die Verhältnisse kennt, an Bau und Lage leicht erkannt werden kann. Der Bau ist dem der Säugethier-Thymus ganz ähnlich; nur sind, wie es scheint, immer jederseits statt eines einfachen Rohrs mehrere längliche Schläuche vorhanden, welche aber auch wie jenes im ganzen Umfange mit breiten, sessilen Follikeln besetzt sind. Sie bestehen aus einer structurlosen Drüsenmembran, welche von einem Gefäßnetz umsponnen und von einer Bindegewebehülle umgeben ist. Den Inhalt der Schläuche bilden nebst feinkörnigem Plasma körnige Kerne von 0,002 — 0,005^{mm} und wenige Zellen. Nach der Periode der Reife treten Fettkörnchen, Zellen mit solchen und Fettblasen auf, welche letztere oft in structurlose grobfaserige Massen (unvollkommenes Bindegewebe) eingebettet sind, während die Drüsenmembran nach und nach undeutlich wird, bis endlich die ganze Drüse in einen knotigen, aus Fett, Bindegewebe und Gefäßen bestehenden Faden verwandelt ist.

C. Reptilien. Auch bei den Reptilien, und zwar bei allen Ordnungen derselben, läßt sich eine Thymus nachweisen. Bei den Schildkröten liegt sie jederseits in dem Winkel zwischen A. carotis und subclavia. Sie ist, wie ich bei einer in Triest frisch untersuchten Chelonia caretta erkannte, ein aus mehreren getrennten Lappen bestehendes, sehr gefäßreiches, grauschwärzlich pigmentirtes Organ von demselben Bau und Inhalt wie bei den Vögeln. Bei den Schlangen ist die Lage ganz ähnlich; die Thymus liegt jederseits über dem Herzen an der Carotis an und besteht aus mehreren zierlichen, mit Follikeln besetzten und von Gefäßen umsponnenen Blasen (s. die beistehende Figur), die im Inneren die gewöhnlichen Drüsenbestandtheile enthalten. Zwischen den beiderseitigen Organen findet sich ein großer Fettlappen, vielleicht ein Analogon der Fettdrüsen. Bei den Krokodilen entspricht Form und Lage ganz der bei den Vögeln, die Thymus reicht vom Herzbeutel bis zum Unterkiefer; bei der Mehrzahl der Saurier ebenso, nur fehlt hier der Herztheil. In der Ordnung der Batrachier soll nun, nach Simon[1]) seiner Theorie gemäß, daß die Thymus an die Lungenathmung geknüpft ist, dieselbe allmälig schwinden und bei den Fischen ganz fehlen. Bei den noch ganz fischähnlichen Froschlarven, z. B. von Rana paradoxa, fand er dem entsprechend noch keine Spur davon, wohl aber will er sie beim ganz jungen Frosch, d. i. unmittelbar nach der Metamorphose, gefunden haben. Das Organ, welches er dafür hält, soll über der Herzbasis liegen und nur in der allerfrühesten Zeit die Structur der Thymus zeigen, später liege an dessen Stelle bloß Fett. Ich bin geneigt, ein ganz anderes Organ, daß auch noch beim erwachsenen Frosch zu sehen ist, als Thymus zu deuten. In der Nähe der Carotidendrüse liegen nämlich bei Fröschen und Kröten jederseits

Fig. 5.
Drüsenblase mit Follikeln aus der Thymus eines Natterembryo.



[1]) l. i. c. S. 62.

Digitized by Google

zwei aus einer zarten Membran bestehende ovale Blasen von $^1/_4 - ^1/_2$‴ im Durchmesser, welche mit Kernen und Zellen gefüllt und von einem Blutgefäßnetz umsponnen sind. Diese Lage entspricht ganz der bei den übrigen Reptilien, während in der ganzen Classe die Thymus nirgends als unpaares Organ in der Mittellinie gelagert ist. Bei einem Theile der fischähnlichen Batrachier, u. a. bei Menopoma, Amphiuma, Menobranchus, Arolotl, hat Simon eine Thymus gefunden, aber in einer ganz anderen Lage, nämlich im Nacken zwischen dem oberen Theil der Kiemenbogen und den Muskeln der Wirbelsäule, also gleichsam durch das Zwischentreten des Kiemenapparats aus der Lage, in welcher sie sich bei den übrigen Reptilien (und nach unserer Ansicht auch bei den ungeschwänzten Batrachiern) findet, nach hinten gedrängt. In der Reihe der fischähnlichen Batrachier soll nun, nach dem genannten Beobachter, die Thymus allmälig schwinden, in demselben Verhältniß als die Lungenathmung der Kiemenathmung Platz macht; sie finde sich daher nicht mehr bei Proteus und Siren, und um so weniger bei Fischen. Ob sie bei ersteren wirklich fehle, scheint mir nur durch Untersuchung an frischen Exemplaren mit Bestimmtheit entschieden werden zu können; der Behauptung aber, daß sie in der Classe der Fische vollkommen fehle, muß ich entschieden entgegentreten, und damit auch das von Simon aufgestellte Gesetz anfechten.

D. Fische. Ganz an derselben Stelle, nämlich wie beim Arolotl und den oben genannten fischähnlichen Batrachiern liegt bei den Plagiostomen ein Organ, das ich für die Thymus halten muß. Ich habe dasselbe während meines Aufenthaltes in Triest im Jahr 1847 bei verschiedenen Plagiostomen, u. a. den Genera Mustelus, Galeus, Squatina, Raja, Myliobatis, Torpedo, untersucht. Es liegt nach außen von den großen Rückenmuskeln zwischen diesen und der Kiemenhöhle hinter dem Spritzloch; nach oben zu ist es breit und von einem platten Muskel bedeckt, nach unten dringt es keilförmig zwischen Kiemenbogen und Rückenmuskeln ein. Die ganze Drüse besteht aus Lappen und Läppchen von röthlichgrauer Farbe, ist weich und von einem reichen Gefäßnetz umgeben. Jedes Läppchen besteht aus mehreren Blasen, die durch ein klebriges Bindegewebe verbunden und schwer zu isoliren sind. Die Blasen von etwa $^1/_2$‴ im Durchmesser sind geschlossen, von einer structurlosen Membran gebildet und von einem Gefäßnetz und einer Bindegewebehülle, in welcher die größeren Gefäße verlaufen, umgeben. Beim Anschneiden entleert diese Drüse eine milchige, ganz dem Thymusinhalt der Säugethiere ähnliche Flüssigkeit, welche nebst feinkörniger Masse körnige Kerne von 0,005 — 0,010^{mm} und Zellen enthält. Die Gründe, welche dafür sprechen, daß diese Drüse, welche auch von Robin [1]) in demselben Jahre beschrieben und zuerst als Analogon des elektrischen Organs, dann als »hintere Schilddrüse« gedeutet wurde, wirklich die Thymus sei, sind namentlich ihre Lage, welche ganz der bei den fischähnlichen Batrachiern entspricht, und ihre Erklärung, wie schon oben bemerkt, in dem Dazwischentreten des Kiemenapparates findet, und dann die Aehnlichkeit des Inhalts im äußeren Ansehen sowohl als den mikroskopischen Bestandtheilen mit dem der Thymus der höheren Wirbelthiere. Daß die Drüse aus zahlreichen Blasen besteht, spricht nicht gegen diese Deutung; sehen wir doch schon bei den Vögeln und noch mehr bei den Amphibien, z. B.

[1]) L'institut. 10 février 1847. — Annales des sciences naturelles. 3ème série. Zoologie. Avril 1847. p. 202.

Digitized by Google

den Schlangen, statt einer einfachen Röhre mehrere getrennte Blasen oder Schläuche auftreten. Bei dem Stör und den Cyclostomen fand ich nichts einer Thymus Analoges und eben so wenig bis jetzt bei den Knochenfischen. Daß die drüsigen Gebilde bei diesen, welche Stannius für die Thymus hält, als Schilddrüse zu deuten sind, ist schon oben (siehe Schilddrüse) erwähnt.

2 Physiologie.

Wenn wir von den, keiner Wiederlegung würdigen, rein mechanischen Ansichten absehen, so hat man der Thymus mit wenigen Ausnahmen immer entweder eine Beziehung zur Blutbildung und Ernährung oder zur Athmung zugeschrieben, und in der That läßt sich auch kaum eine andere Hypothese denken. Auf die Ansicht, daß sie eine Beziehung zu den Athemorganen und dem Athmen habe, wurde man wohl zuerst durch die Lage der Thymus geführt, über die Art dieser Beziehung ist man aber verschiedener Meinung gewesen. Namentlich zwei Hypothesen hierüber verdienen hier eine nähere Berücksichtigung, die von Autenrieth [1]), Tiedemann [2]), Meckel [3]) und die von Simon [4]). Nach der ersteren dieser beiden besteht die Function der Thymus darin, daß in derselben aus dem Blute ein wenig oxydirte Flüssigkeit abgeschieden und aufbewahrt werde, wodurch also der übrige Theil des Blutes relativ reicher an Oxygen werde, was somit gewissermaßen einer Athmung gleichkomme. Diese Flüssigkeit soll dann nach dem Eintritt des Athmens wieder in's Blut aufgenommen und oxydirt werden. Es fand diese Ansicht ihre Stütze namentlich in der vermeintlichen Größe und Persistenz der Thymus bei Winterschläfern und deren Vergrößerung während des Winterschlafes, also in der Zeit, in welcher das Athmen fast gänzlich unterbrochen ist. Wir haben oben gesehen, daß alles, was in dieser Beziehung von der Thymus gesagt worden ist, sich nicht auf diese, sondern auf die Fettdrüsen bezieht; nicht minder schwach sind die übrigen Stützen dieser Ansicht. Die Thymus ist nicht, wie in derselben vorausgesetzt wird, vor der Geburt am größten, sondern nachher, und es fällt daher die Hauptthätigkeit dieses Organs in eine Zeit, in welcher das Athmen längst lebhaft im Gange ist. Der Inhalt endlich erhält erst dann die von den genannten Autoren supponirte (kohlenstoffreiche) Zusammensetzung, wenn das Organ in der Involution und Fettumwandlung begriffen ist. Es entbehrt somit diese Ansicht aller und jeder Begründung. Simon baut auf die Sätze: 1) daß die Thymus nur bei lungenathmenden Thieren vorkomme, 2) daß sie bei Winterschläfern persistent und in Fett umgewandelt sei, und 3) daß ihre Hauptthätigkeit in die Zeit zunächst nach der Geburt falle. Die Theorie, daß dieselbe zur Sequestration von Ernährungsflüssigkeit diene, welche dann zur Respiration verwendet werde. Da in der ersten Lebenszeit und ebenso während des Winterschlafes der Verbrauch durch Muskelaction fast = 0 sei, so fehle das Material zur Erhaltung der Respiration und es würden deshalb in dieser Zeit zu dem genannten Zweck Stoffe verwendet, welche noch nicht Bestandtheile von Organen gewesen waren, nämlich eine eben erst aus dem

---

[1]) Physiologie. I. §. 460, 526.
[2]) Meckel's Archiv. I. 489.
[3]) Abhandlungen aus der menschl. und vergl. Anatomie. 258. — Cuvier's vergl. Anatomie. Uebersetzung. IV. 723.
[4]) l. i. c.

Digitized by Google

Blute in die Thymus abgeschiedene Flüssigkeit. Zwei der Prämissen Simon's sind unrichtig, da, wie wir gesehen, die Thymus auch in der Classe der Fische nicht fehlt und bei den Winterschläfern dieselbe mit den Fettdrüsen verwechselt worden ist. Daß es überdies sehr unwahrscheinlich ist, daß ein an Proteinsubstanzen reiches, eben aus dem Blute abgeschiedenes Secret direct zur Respiration verwendet werde, habe ich an einem anderen Orte [1]) schon auseinander gesetzt. Es scheint mir daher, daß die Hypothese, welche eine Beziehung zur Blutbildung oder Ernährung statuirt, der Wahrheit am nächsten komme. Die Ansicht von Hewson [2]), welcher auch Bischoff [3]) beizutreten geneigt ist, daß die mikroskopischen Elemente der Thymus in Blutkörperchen übergehen, hat zwar mancherlei für sich, allein bis jetzt ist ein solcher Uebergang nicht nachgewiesen; ferner ist die Höhle der Thymus geschlossen und steht weder mit Lymph- noch Blutgefäßen in unmittelbarer Communication, und endlich ist der Inhalt der Lymphgefäße der Thymus von dem anderer Saugadern durchaus nicht verschieden. Ich glaube nicht, daß der Bedeutung der mikroskopischen Elemente eine über die Gränzen des Organs hinausgehende ist; die Kernbildung ist als eine morphologische Erscheinung zu betrachten, welche gewisse chemische Veränderungen von Flüssigkeiten mit Nothwendigkeit begleitet. Da die Höhle der Thymus geschlossen ist, müssen die innerhalb derselben gebildeten mikroskopischen Elemente auch wieder innerhalb derselben zu Grunde gehen und das Plasma allein kann in das Gefäßsystem übergehen. Ueber die Bestimmung dieser Flüssigkeit können wir freilich auch nur eine Hypothese aufstellen, allein es scheint mir dieselbe wenigstens im Einklang mit den bekannten Thatsachen zu stehen und mancherlei zu erklären. Ich kann diese Flüssigkeit, wie ich schon früher ausgesprochen, bis jetzt nur für eine zum Zweck der Ernährung bestimmte, eine Art Ernährungsessenz halten, welche aus dem Blute, das beständig Stoffe zum Zweck der Ernährung abgiebt, während es selbst nur zeitenweise solche aufnimmt, zur Zeit dieser Aufnahme abgeschieden wird, um dann während der Zeit, in welcher keine Aufnahme stattfindet, verbraucht werden zu können. Es scheint mir diese Ansicht unterstützt einmal durch die Beschaffenheit des Secrets, welches sehr reich an Proteinverbindungen ist, und dann durch die Zeit, zu welcher die größte Entwickelung der Thymus stattfindet; es ist dieses, wie wir gesehen, die Periode zunächst nach der Geburt, in welcher das stärkste Wachsthum stattfindet. Während des Intrauterinlebens fließt beständig Ernährungsmaterial dem Blute zu, dieser Zufluß wird nach der Geburt zu einem bloß zeitweisen; während des stärksten Wachsthums findet nun, um dem fortwährenden Bedürfniß zu genügen, eine Anhäufung von Ernährungsmaterial statt. Daß bei den Fischen, bei denen bekanntlich das Wachsthum sehr lange fortdauert, auch in den größten Exemplaren die Thymus nicht im Zustande der Involution gefunden wurde, kann vielleicht auch noch zu Gunsten unserer Hypothese angeführt werden. Weitere Versuche und Beobachtungen müssen über ihre Richtigkeit oder Unrichtigkeit entscheiden; im Augenblick scheint sie mir die einzig mögliche. Von Vivisectionen erwarte ich wenig und wohl mit Recht; von 97 Thieren, denen Rostelli [4]) die Thymus exstirpirte, überlebten bloß 6 die Operation; diese magerten ab und zeigten eine große Gefräßigkeit, so zwar, daß Pflanzenfresser selbst ani-

[1]) Der feinere Bau der Nebennieren ꝛc.
[2]) Experimental inquiries. III. 128. — [3]) Entwickelungsgeschichte.
[4]) Siehe Valentin's Physiologie. I. 681.

Digitized by Google

malische Nahrung nicht verschmähten, ein Resultat, das, wenn sich überhaupt etwas aus diesen Versuchen schließen läßt, was ich fast bezweifle, meiner Vermuthung nicht entgegen steht. Die meisten Aufschlüsse werden ohne Zweifel durch zahlreiche und sorgfältige, von genauer sowohl histiologischer als chemischer Untersuchung der Thymus begleitete Autopsien von Kindern gegeben werden, wozu an manchen Orten Gelegenheit genug gegeben ist.

III. Nebennieren.

1. Anatomie.

A. Mensch und Säugethiere. Die Nebennieren des Menschen und der Säugethiere bestehen aus einer Rinden- und einer Marksubstanz, die in Farbe und Bau verschieden sind. Die erstere ist braun- oder rothgelb, in strahliger Richtung gestreift und ziemlich fest, die letztere blaß grauröthlich und weich. Diese Weichheit ist die Ursache, daß man Marksubstanz in Leichen häufig zerstört und in einen mit dunkelem Blut vermischten Brei verwandelt findet, ein Befund, welcher dem ganzen Organ den Namen Capsula atrabilaria verschafft hat. Die Rindensubstanz besteht durchaus aus geschlossenen, aus einer feinen structurlosen Haut gebildeten, theils länglich elliptischen, theils rundlichen Blasen. Die ersteren sind die größeren (0,025^{mm} lang, 0,040^{mm} breit) und nehmen den mittleren und größeren Theil der Rindensubstanz ein, wo sie in radiärer Richtung, mit ihren Enden sich deckend, der Länge nach aneinander gereiht sind. Sie erscheinen deshalb oft auf den ersten Anblick als lange Röhren, die senkrecht durch die Rindensubstanz verlaufen. In den äußersten und innersten Schichten der Rindensubstanz liegen mehr rundliche Blasen von 0,017 — 0,022^{mm}. Die einzelnen Reihen der länglichen Schläuche sind durch säulenförmige Verlängerungen der äußeren Bindegewebehülle, welche Nerven- und Gefäßstämme einschließen und in senkrechter Richtung bis zur Marksubstanz verlaufen, von einander getrennt. Den Inhalt der Blasen bildet ein feinkörniges Plasma und darin Kerne (von 0,005 — 0,010^{mm}), welche theils frei, theils von einer Schicht feinkörniger Masse umgeben sind. Diese letzteren Gebilde machen den Uebergang zu Zellen, welche alle auf die Weise entstehen, daß um die, die Kerne umlagernde feinkörnige Masse sich eine Membran bildet. Nebst dem enthalten sie bald mehr, bald weniger, oft fast lauter Fettkörnchen. Die Marksubstanz besteht aus einem Netz von Bindegewebe, welches mit den Säulen der Rindensubstanz zusammenhängt, aus einem Blutgefäßnetz und außerordentlich zahlreichen Nervengeflechten, und in den Maschen dieses Gewebes liegen dieselben Bestandtheile, welche sich in den Drüsenblasen der Rinde finden. Drüsenblasen enthält die Marksubstanz beim Menschen nicht und auch unter den von mir untersuchten Säugethieren zeigt nur das Pferd solche. Die Blutgefäße der Nebennieren sind sehr zahlreich. Gleichsam den Stiel des Organs bildet die Vene, welche in der Mitte der von einem dichten Venennetze durchzogenen Marksubstanz aus zahlreichen von allen Seiten einmündenden Venenzweigchen sogleich als ziemlich starkes Gefäß entsteht und aus dem Hilus hervortritt. Die Arterien, welche von vielen Punkten der Oberfläche eindringen, gehen in ein feines Capillarsystem über, welches die Drüsenblasen der Rinde umspinnt und an der Gränze von Rinde und Mark in das Venennetz der letzteren übergeht. Die zahlreichen Nerven treten in dicken Stämmen durch die Rinde in das Mark und lösen sich hier in Geflechte auf.

Digitized by Google

B. Vögel. Bei den Vögeln findet sich nur einerlei Substanz der Nebennieren, die gewöhnlich orangefarben, je nach dem Blutgehalt bald heller, bald dunkler ist. Das Organ ist in lauter kleine Läppchen oder Körner getheilt, deren jedes aus einer Anzahl geschlossener zarter Bläschen von runder oder ovaler Gestalt um $^1/_{10}$ — $^{13}/_{100}$^{mm} im Durchmesser haltend zusammengesetzt ist, deren Inhalt aus feinen, in Kali löslichen Körnchen, Fettkörnchen, Kernen von 0,006^{mm} und Zellen von 0,020^{mm} gebildet ist.

C. Reptilien. Die Nebennieren der Reptilien zeigen in Bezug auf Lage, Form und Bau zweierlei Typen. Bei den Sauriern und Ophidiern liegen sie entfernt von der Niere, an der Vena renalis revehens (links) und dem Stamm der hinteren Hohlvene (rechts) eng an, nahe an den Ovarien und Nebenhoden. Das Organ ist länglich, in Läppchen getheilt und sehr gefäßreich. Die Venen sind bei den Schlangen, wie ich an einem anderen Orte genauer beschrieben, sowohl zu- als abführende. Die Drüsenblasen sind, wenigstens bei erwachsenen Thieren, nur schwer darzustellen und der Inhalt besteht zum bei weitem größten Theile aus Fettkörnchen. Bei den Batrachiern und Cheloniern liegt dagegen die Nebenniere als eine zusammenhängende, vielfach gelappte Masse oder, wie bei den geschwänzten Batrachiern, in viele einzelne Theile getrennt, unmittelbar auf der Niere auf, umgiebt jedoch auch hier namentlich die rückführenden Nierenvenen bei ihrem Austritt aus der Niere. Die Drüsenblasen (von 0,075 — 0,125^{mm}) sind sehr deutlich und enthalten zahlreiche Zellen von 0,012 — 0,020^{mm}, welche in eine körnige, theils aus Fettkörnchen, theils aus in Kali löslichen Körnchen bestehende Masse eingebettet sind.

D. Fische. Bei den Fischen liegen die Nebennieren entweder, wie bei den Squaliden, als schmale Streifen auf der Rückseite der Nieren, oder, wie bei den Rochen und Stören, in mehrere Organe getrennt, am innern Nierenrand längs der Harnleiter, oder endlich sie sind, und so ist es bei den Knochenfischen, ebenfalls in mehrfacher Zahl vorhanden und an verschiedenen Stellen der Bauch- oder Rückenfläche der Niere in diese eingesenkt. Bei den Knochenfischen bestehen diese Organe aus zahlreichen, äußerst deutlichen Drüsenblasen von sehr verschiedener Größe, die in ein gefäßreiches Bindegewebelager eingesenkt und mit feinkörniger Masse, Kernen und Zellen gefüllt sind. Bei den Plagiostomen entspricht der Bau mehr dem der Ophidier und Saurier. Daß das Organ, welches J. Müller bei den Myrinoiden als Nebenniere beschreibt, als solche gedeutet werden könne, muß ich sowohl wegen seiner Lage als seines Baues bezweifeln.

Entwickelungsverschiedenheiten. Die Zeitverhältnisse der Entwickelung sind uns bis jetzt nur beim Menschen und einigen Säugethieren genauer bekannt. Die Verhältnisse beim Menschen sind, wie bekannt, eigenthümlicher Art, indem die Nebenniere anfänglich viel größer ist als die Niere, und sich erst nach und nach das Verhältniß umkehrt. Bei 9‴ langen menschlichen Embryonen sind sie noch bedeutend größer als die Nieren, bei zwölfwöchentlichen ungefähr gleich groß, beim sechsmonatlichen Fötus ungefähr halb so groß. Bei letzterem verhalten sie sich dem Gewichte nach zur Niere wie 3 : 5, beim reifen Fötus wie 1 : 3, beim Erwachsenen wie 1 : 8. Diese bedeutende embryonale Entwickelung findet sich bei keinem Säugethiere, und wie ich nach meinen bisherigen Untersuchungen vermuthen muß, auch überhaupt bei keinem anderen Wirbelthiere. Das Verhältniß beider Organe beim neugeborenen Kätzchen ist von dem bei der erwachsenen Katze nicht verschieden, und ebenso gleicht es sich beim Natterembryo und der erwachsenen

Digitized by Google

Natter. Eine eigentliche Involution wie bei der Thymus findet bei dieſen Organen niemals ſtatt, die Drüſenblaſen ſind meiſt noch im höchſten Greiſenalter vorhanden, wenn auch mehr als früher mit Fettkörnchen gefüllt. Ueber die Art der Entwickelung der wichtigſten anatomiſchen Formbeſtandtheile, der Drüſenblaſen, giebt namentlich die Unterſuchung der Nebennieren der Knochenfiſche Aufſchluß. Man kann ſich hier auf das Deutlichſte überzeugen, daß die Drüſenblaſen ſich aus Zellen entwickeln, indem dieſe ſich allmälig ausdehnen, während ſich darin der Drüſeninhalt durch endogene Kernvermehrung bildet. Beim Menſchen ſind die kleinſten Blaſen der Rindenſubſtanz, die als Inhalt nur einen oder zwei Kerne nebſt feinkörniger Maſſe enthalten, eigentlich auch nur einfache Zellen, und aus ſolchen entwickeln ſie ſich auch, wie die Unterſuchung der embryonalen Nebennieren zeigt. Es ſteht übrigens die Entwickelung der Structur beim Embryo nicht in geradem Verhältniß mit der Größe des Organs, denn zur Zeit, wo dieſe relativ am bedeutendſten iſt, ſind noch keine Drüſenblaſen darin vorhanden, ſondern nur Kerne und Zellen, und die Structur iſt am entwickeltſten, wenn die relative Größe ihr Minimum erreicht, nämlich in jungen, erwachſenen Perſonen. Für den Grad der Ausbildung und Vollkommenheit eines Organs ſcheint aber nicht das relative Volumen, ſondern der Grad der Entwickelung der Structur den Maßſtab abzugeben, wie wir dies namentlich beim Gehirn ſehen, wo eine dem Volumen nach ſehr bedeutende embryonale Entwickelung mit geringer hiſtiologiſcher Ausbildung und Thätigkeit zuſammenfällt. Demnach dürfen wir wohl die Periode der eigentlichen Thätigkeit des Organs nicht in die Zeit des Intrauterinlebens ſetzen.

2. Phyſiologie.

Die älteren Anatomen ſtatuirten, von der Lage ausgehend, eine Beziehung dieſer Organe bald zu den Harn-, bald zu den Geſchlechtsorganen, ließen ſelbſt Samen oder Harn darin bilden, während Andere paſſender eine Beziehung zum Lymphſyſtem annahmen. Meckel hat die Hypotheſe der Beziehung zu den Genitalien wieder hervorgeholt und mit neuen, aber nicht beſſeren Gründen zu unterſtützen geſucht, und auch Simon neigt zu dieſer Anſicht. Nagel hat jedoch dieſelbe ſchon genügend widerlegt und es ſpricht dagegen weniger der frühe Zeitpunkt der Entwickelung, da, wie wir geſehen, das Organ erſt viel ſpäter ſeine eigentliche Ausbildung erreicht, als eine Reihe unten noch näher geltend zu machender Gründe, die überhaupt eine ſo ſpecielle Beziehung einer Blutdrüſe zu einem andern Organe unwahrſcheinlich machen. Der außerordentliche Nervenreichthum der Nebennieren und ſpäter die vermeintliche Aehnlichkeit einiger mikroſkopiſchen Beſtandtheile mit Ganglienkugeln lenkte die Aufmerkſamkeit eine Zeit lang nach einer andern Richtung, und man ſuchte irgend welche engere functionelle Beziehungen zwiſchen den in Rede ſtehenden Organen und dem Nervenſyſtem aufzufinden, wie z. B. Biſchoff, ohne jedoch über die Art dieſer Beziehung zu einer beſtimmten Anſicht zu gelangen.

IV. Milz.

It hat at all times been matter of surprise among the learned that a viscus so large and so advantageously situated as the spleen is, added to the frequent opportunities of inspecting it in different states of health should notwithstandig have its uses so involved in obscurity as to elude the researches of so many ingenious and industrious inquirers. Falconar in Hewson's exp. inquiries III. S. 90.

Seit W. Hewſon's Freund und wiſſenſchaftlicher Erbe dieſe Worte geſchrieben, ſind mehr als 70 Jahre verfloſſen. Während dieſer Zeit wurde

Digitized by Google

vielleicht kaum ein anderes Organ so vielfach anatomisch untersucht, keines häufiger zum Gegenstande von Experimenten gemacht, keines endlich mit mehr Theorien bedacht, als die Milz, und dennoch finden sich kaum irgendwo — das Nervensystem ausgenommen — noch solche Lücken auszufüllen als hier. Wenn auch in neuester Zeit einiges Licht in dieses Dunkel drang, so ist es immerhin noch ein spärliches zu nennen. Wird wohl nach abermals 70 Jahren das Räthsel der Milz gelöst sein?

1. Anatomie.

A. Mensch und Säugethiere.

1. Hülle der Milz. Eine fibröse Haut von bedeutender Festigkeit, die außen vom Bauchfell überzogen ist (Tunica fibrosa s. propria), umgiebt das weiche Gewebe der Milz wie ein Sack und schickt zugleich zahlreiche Fortsätze nach Innen ab, die als feste Gerüste das weiche Parenchym durchziehen und stützen. Diese Haut besteht aus Bindegewebefasern, aus gröberen und feineren, netzförmig verflochtenen elastischen Fasern, und bei mehreren Säugethieren, wie Kölliker[1]) nachgewiesen, aus gekernten Faserzellen, die man für organische Muskelfasern zu halten berechtigt ist. Es finden sich diese letzteren u. a. beim Schwein, dem Hund, der Katze, namentlich bei ersterem sehr deutlich, fehlen dagegen beim Ochsen, dem Kaninchen, so wie beim Menschen.

2. Die Fortsätze, welche die fibröse Hülle nach innen abgiebt, sind von zweierlei Art, die man als Gefäßscheiden und Balken unterscheidet. Die ersteren entstehen dadurch, daß sich die fibröse Haut am Hilus trichterförmig nach einwärts schlägt und die dort ein- und austretenden Gefäße scheidenartig überzieht. Es sind eben so viele Scheiden vorhanden als Arterienzweige, und eine jede Scheide nimmt nebst der Arterie auch die Vene, die Lymphgefäße und die Nerven auf. Die weite, dünnwandige Vene legt sich dicht an die innere Wand der Scheide an und verbindet sich mit derselben anfangs lockerer, weiterhin in den Verzweigungen inniger, so daß sie nicht davon zu trennen ist. Diese Scheidenfortsätze spalten sich mit den enthaltenen Gefäßen in immer feinere Zweige und verbinden sich mit der zweiten Art von Fortsätzen, den Balken (trabeculae), Fig. 6, zahlreichen, meist soliden Fäden, welche von der ganzen inneren Oberfläche der Tunica propria (ähnlich wie die Septula testis oder die Balken der corpora cavernosa) entspringen, sich vielfach theilen und wieder verbinden und das Milzgewebe in allen Richtungen durchziehen. Auf diese Weise entsteht ein, dem der cavernösen Körper ähnliches, durch Maceration leicht darstellbares Balkennetz, das die Milz durchzieht, einen ansehnlichen Theil ihrer Masse bildet und ihr eine gewisse Festigkeit verleiht. Diese Balken sind platt oder cylindrisch und von sehr verschiedenem Durchmesser; die feinsten, in der Pulpe verborgenen, messen beim Kalbe kaum 0,010^{mm}. Da, wo mehrere zusammen-

Fig. 6.
Verbindung der Balken mit den Gefäßscheiden aus der Milz des Pferdes.

[1]) Mittheilungen aus den Verhandlungen der Zürcher naturf. Gesellschaft 1847 und Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Erster Band. erstes Heft. Leipzig, 1848. S. 75.

Digitized by Google

stoßen, findet sich meist ein plattes, fibröses Knötchen. Die Balken sind der Mehrzahl nach solid, nur wenige schließen kleine Gefäßchen ein, die in denselben zur Oberfläche, besonders zur serösen Hülle der Milz verlaufen. Die mikroskopischen Elemente, welche diese Gefäßscheiden und Balken zusammensetzen, sind dieselben wie die der tunica propria, nämlich Bindegewebefasern, elastische Fasern und organische Muskelfasern. In den einzelnen Abtheilungen des Balkengewebes ist die relative Menge der genannten Bestandtheile sehr verschieden; die organischen Muskelfasern finden sich in größter Menge immer in den feinsten Bälkchen, und bei manchen Thieren, z. B. dem Rind, fehlen sie sogar in den größeren ganz und finden sich ausschließlich in den feinsten. Sie laufen immer in der Längsrichtung der Balken und können daher von den eingeschlossenen Gefäßen wohl unterschieden werden. Ihre Form ist bei den untersuchten Säugethieren die gewöhnliche der organischen Muskelfaserzellen, wie sie Kölliker näher kennen gelehrt hat; es sind nämlich blasse, solide, spindelförmige Fasern mit walzenförmigem, selten und nur in den mikroskopischen Bälkchen rundlichem, Kern. Beim Menschen haben sie eine hiervon etwas abweichende Gestalt, der Kern ist nämlich immer rundlich und liegt seitlich an der Faserzelle, bisweilen selbst in einem ziemlich langen, gestielten Fortsatz, die Oberfläche ist leicht wellenförmig gekräuselt; dessenungeachtet stehe ich nicht an, diese Fasern für muskulöse zu erklären, denn ich sah dieselben öfters in ganz frischen Milzen aneinander gereiht und ohne sichtbares Bindemittel zu Bälkchen verbunden. Kölliker giebt in neuester Zeit, wie er mir brieflich mittheilte, die Deutung dieser Gebilde als Muskelfaserzellen auf, obschon er sich früher überzeugt hatte [1]), daß sie die mikroskopischen Bälkchen zusammensetzen, und zwar deshalb, weil er einmal einzelne dieser Fasern in Zellen eingeschlossen sah. So lange man nicht die wirkliche Entwickelung der genannten Elemente in Zellen beobachtet hat, scheint mir dies Vorkommen kein Einwurf gegen obige Deutung, da ja in einem mit regem Bildungsleben begabten Blastem verschiedenartige Körper, wie Blutkörper, Klümpchen von Nervenmark [2]) sich mit Zellmembranen umgeben können. In nicht ganz frischen Milzen findet man die in Rede stehenden Körper in großer Menge isolirt in der abgeschabten Pulpe, und es haben dieselben in diesem Zustande zu verschiedenen Täuschungen Veranlassung gegeben. Vogel [3]) nennt die Kerne Milzkörperchen und läßt sie an Fäden ansitzen; Heinrich [4]) wirft sie sogar mit den Milzbläschen und ihren Gefäßstielen zusammen; Günsburg [5]) hält sie für Epitheliumzellen der Milzvene. Erst Kölliker [6]) hat die, wie ich glaube, richtige Deutung gegeben, in neuerer Zeit aber, wie schon erwähnt, dieselbe zurückgenommen. Die Hülle und das Balkengewebe der Milz verdanken der Menge des elastischen Gewebes einen bedeutenden Grad von Elasticität, die für die ohne Zweifel zeitweise eintretenden nicht unbeträchtlichen Volumensänderungen des Organs von großer Wichtigkeit ist. Daß die Milz aber auch nebstdem ein contractiles Organ ist, wie manche ältere Forscher annahmen, dafür fehlte bis in

Fig. 7.
Organische Muskelfasern aus der menschlichen Milz.

[1]) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie I. 1. S. 77.
[2]) Ibid. I. 2. 3. S. 261.
[3]) Anleitung zum Gebrauche des Mikroskops. S. 452.
[4]) Krankheiten der Milz. S. 14. [5]) Pathol. Geweblehre. I. 81.
[6]) Mittheil. a. d. Verh. der Zürch. naturf. Gesellschaft. 1847. S. 5.

Digitized by Google

die neueste Zeit aller und jeder Nachweis. Erst Kölliker [1]) hat durch das Auffinden organischer Muskelfasern in der Milz verschiedener Thiere den anatomischen Beweis dafür geliefert. Die Versuche, Contractionen der Milz zu erregen, welche Kölliker und ich, zum Theil gemeinschaftlich, anstellten, blieben ohne Resultat, und erst Rudolph Wagner [2]) ist es gelungen, solche zu sehen und somit auch den physiologischen Beweis für die Contractilität der Milz zu liefern. Den ersten Versuch machte R. Wagner an einem Hunde, der ätherisirt worden war. Beim Anlegen der Drähte in der Querachse der Milz zeigte sich sogleich ein Blaßwerden der Substanz an dieser Stelle. Die Oberfläche bekam ein runzliches Ansehen, fast wie die Gänsehaut, erhob sich in kleine Papillen und zugleich entstand ein mehrere Linien breites, blasses, weißes Band auf der Oberfläche als Ausdruck der Wirkungsgränze des elektrischen Stromes, welches sehr abstach gegen die braunrothe Farbe der übrigen Oberfläche; eine deutliche Einschnürung war nicht merkbar. Die Stelle fühlte sich weit härter an, als die übrige Substanz. Nach einiger Zeit nahm dieselbe wieder ihre alte Färbung und Consistenz an. Auf ähnliche Weise ließen sich bandförmige Streifen an allen Theilen der Milz hervorbringen. Dieselben Erscheinungen wurden auch noch an anderen Hunden und einer Katze beobachtet; am deutlichsten waren aber die Contractionen bei einem Hunde, der seit 20 Stunden nicht mehr gefüttert und bei dem die Milz ziemlich schlaff war. Nachdem der Strom des Apparates etwa 20 Secunden eingewirkt hatte, bildete sich ein mehrere Linien breiter, bandförmiger Streif; diese Stelle wurde hart und zog sich von einem Durchmesser von 10‴ auf 8‴, also um ein Fünftheil zusammen. Alle übrigen so behandelten Stellen zeigten ähnliche Verhältnisse und selbst nachdem das Organ herausgeschnitten und fast erkaltet war, wiederholten sich noch dieselben Erscheinungen. Während der Wirkung des Apparates trat immer Blut aus den durchschnittenen Gefäßen des Hilus. Bloß in einem Versuche, bei einem im Acte der Chylification getödteten Hunde, bei dem die Milz stark turgescirte, fehlten die Erscheinungen der Contraction durchaus. Ich habe, seit mir der Herausgeber dieses Wörterbuches diese Versuche mitgetheilt hat, ebenfalls wieder mehrere angestellt, den einen bei einem großen Fleischerhund, bald nachdem er gefressen, drei andere bei Katzen, wovon zwei einen und fünf Tage gehungert hatten, die dritte sechs Stunden vor dem Tode gefressen hatte. Nur in dem letzten der genannten Fälle glückte es mir, Contractionen zu sehen, die aber so deutlich waren, daß auch mir nicht der mindeste Zweifel über diesen Punkt übrig blieb [3]). Die Erscheinungen waren in der Hauptsache ganz dieselben, wie R. Wagner sie beschreibt; zwischen den Drähten entstand eine zwar nicht tiefe, aber durch die runzliche Beschaffenheit der Oberfläche und blassere Farbe hinreichend ausgezeichnete Einschnürung; als ich die Drähte nahe dem spitzen Ende der Milz anlegte, krümmte sich dieses etwas nach aufwärts um und senkte sich wieder beim Nachlassen der Zusammenziehung.

Die Räume, welche zwischen den die Milz in allen Richtungen durchziehenden Fortsätzen der tunica propria übrig bleiben, sind von dem weichen Parenchym der Milz eingenommen, in welchem man zweierlei Bestandtheile

[1]) ibid.

[2]) Nachrichten von der G. A. Universität und der kön. Gesellsch. der Wissenschaften zu Göttingen. Aug. 6. 1849. Nr. 8.

[3]) Seitdem dies geschrieben, habe ich wieder deutliche Contractionen der Milz bei der Katze gesehen.

Digitized by Google

unterſcheiden kann. Die Hauptmaſſe bildet eine weiche, rothbraune Maſſe, die Pulpa, rothe Subſtanz, Gefäßſubſtanz, und in dieſer zerſtreut liegen mehr oder minder deutliche, weißliche, runde Körperchen, die ſog. Milzbläschen. Betrachten wir zuerſt die letzteren.

3) Die Milzbläschen[1]) Milzkörperchen, Malpighiſche Körperchen oder Bläschen (Glandulae, vesiculae lienis, corpuscula Malpighii) ſind ſeit ihrer Entdeckung durch Malpighi ſo vielfach beſprochen, ſo oft gefunden und wieder geläugnet oder für pathologiſch gehalten, ſo verſchieden gedeutet worden, daß ihre Litteratur allein ſchon eine ziemlich bedeutende iſt. Der Raum verbietet, auf das Geſchichtliche hier näher einzugehen und ich verweiſe in dieſer Beziehung auf das unten angehängte Schriftenverzeichniß, namentlich die Schriften von Gieſker und Spring. Sie ſind beim Menſchen und einer großen Anzahl von Säugethieren nachgewieſen und finden ſich ohne Zweifel bei allen; am deutlichſten ſind ſie wohl unſtreitig bei den Wiederkäuern, wie ſchon Malpighi angegeben, ſo daß J. Müller[2]) ſogar dieſe Körper beim Rind, Schaf und auch beim Schwein von den bei anderen Säugethieren gefundenen ganz unterſcheiden zu müſſen glaubte, eine Anſicht, welche er ſpäter zurücknahm[3]). Wenn man die Thiere friſch unterſucht und die Vorſicht gebraucht, die Milz ſogleich nach dem Tode zu unterbinden, ſo wird man ſie wohl bei keinem Säugethiere vergebens ſuchen. Beim Menſchen hat man theils wegen der Unmöglichkeit, die eben genannten Bedingungen zu erfüllen, theils wegen der durch vorausgegangene Krankheiten bedingten Veränderungen ſeltener, am häufigſten bei plötzlich Geſtorbenen und eher bei Kindern als bei Erwachſenen Gelegenheit, ſie zu ſehen[4]). Zur Unterſuchung ſind vor Allem die der Wiederkäuer und des Schweines, dann die der Nager und des Igels zu empfehlen. Auch bei der Katze ſind ſie, namentlich wenn das Thier einige Tage gehungert hat, ſehr deutlich. Die Milzbläschen ſind von rundlicher oder einer dieſer ſich nähernden Geſtalt, bisweilen durch ſtellenweiſe Einſchnürungen etwas gelappt und von ſehr verſchiedener Größe, ſowohl bei verſchiedenen Thieren, als bei demſelben Thiere zu verſchiedenen Zeiten. Beim Menſchen wechſelt ihr Durchmeſſer ungefähr zwiſchen $\frac{1}{6}$ und $\frac{1}{4}'''$, beim Schweine meſſen ſie im Mittel $\frac{1}{4}'''$, beim Ochſen $\frac{1}{2}'''$. Sie ſitzen traubenförmig gruppirt, wie Beeren, an den Arterienverzweigungen und ſind mit Ausnahme der Stelle, mit welcher ſie feſtſitzen, allenthalben von der Milzpulpa umgeben. Ihre Conſiſtenz iſt ſehr verſchieden, bei den Wiederkäuern und dem Schweine ziemlich bedeutend, ſo daß ſie ſich hier leicht iſoliren und von ihrer Umgebung größtentheils, wenn auch nicht vollkommen, frei machen laſſen; auch bei der Katze gelingt dies leicht, beim Menſchen dagegen und bei vielen kleineren Thieren ſind ſie weicher und können nur ſelten ohne Verletzung herausgehoben werden. Ihre Farbe iſt weißlich, bald mehr durchſcheinend, bald mehr opak; ſelten ſind ſie etwas röthlich. Was ihren Bau betrifft, ſo ergiebt ſich leicht, daß es keine ſoliden Körper, ſondern Bläschen ſind, welche eine Flüſſigkeit enthalten. Sticht man ſie an, ſo entleert ſich dieſe und ſie fallen zu-

---

[1]) Sehr unpaſſender Weiſe wird dieſer Name von einigen Anatomen zur Bezeichnung mikroſkopiſcher Elemente, der Milzzellen, gebraucht.

[2]) Müller's Archiv. 1834. [3]) Phyſiologie. 1. 486.

[4]) In vielen Fällen, wo ſie dem bloßen Auge zu fehlen ſcheinen, ſind ſie dennoch zu erkennen, wenn man ein Arterienäſtchen aus der Pulpa herauszieht, in Waſſer abſpült, ausbreitet und, mit Ammoniak oder Kali befeuchtet, unter dem einfachen Mikroſkop betrachtet.

Digitized by Google

sammen; dasselbe geschieht auch schon bei Anwendung eines gelinden Drucks, z. B. dem eines Deckgläschens. Nur selten ist der Inhalt fest, wie geronnen; so sah ich einigemale in der menschlichen Milz die Milzbläschen als weißgraue festweiche Körper, deren Inhalt sich in Form eines Gallertkügelchens mit der Nadel aus den angeschnittenen Bläschen herausheben ließ, worauf eine entsprechende Höhlung zurückblieb. Dieses Kügelchen zeigte beim Zerdrücken nebst Faserstoffgerinnsel die gewöhnlichen mikroskopischen Bestandtheile des Bläscheninhalts. Giesker sah sie ebenfalls von der Consistenz der Krystalllinse.

Besitzen die Milzbläschen eine eigene Haut? Während J. Müller[1]) die Bläschen von der Gefäßscheide gebildet werden läßt, haben Andere eine membranöse Hülle ganz geläugnet, so läßt Henle[2]) die Wand nur von Körnchen, Simon[3]) von einem Gefäßgeflecht gebildet werden. Ich habe schon früher[4]) mich dahin ausgesprochen, daß die Milzbläschen allerdings eine besondere Haut besitzen, und es ist diese bei den Wiederkäuern, insbesondere dem Ochsen, sogar sehr deutlich zu sehen. Sie erscheint, wenn man das Bläschen mit etwas Ammoniak oder Kalilösung befeuchtet hat, als eine amorphe Membran, auf oder in welcher ein dichtes Netz blasser, höchstens 0,001‴ dicker, vielfach anastomisirender Fasern ausgebreitet ist[5]). Es sind diese Fasern sehr scharf contourirt und bilden eine der vielen Formen des elastischen Gewebes. Daß die Maschen des Netzes noch von einer amorphen Membran verschlossen sind, sieht man deutlich bei Anwendung eines Drucks am Rande des Präparats; allein eine andere Frage ist, welcher Natur diese Membran sei. Ich habe dieselbe früher[6]) für eine structurlose Drüsenmembran erklärt, welche von den genannten Fasern bedeckt sei. Genauere und zahlreichere Untersuchungen, die ich seitdem angestellt, nöthigen mich, diese Ansicht aufzugeben; die Arterienscheide, die, wie wir hören werden, sich in die Haut der Bläschen unmittelbar fortsetzt, zeigt nämlich nach Anwendung von Kali oder Ammoniak ganz dieselben structurlosen Räume; es ist daher die vermeintliche Drüsenmembran hier wie dort wohl nichts Anderes, als der durchsichtig gemachte Bindegewebetheil der Scheide. Die Bläschen sind stets von einer Lage von Körnern der Pulpe (Kernen, Zellen, Blutkörperchen) umgeben, welche dicht anliegt und sich anders nicht vollständig entfernen läßt, als durch Auflösung vermittelst Kali oder Ammoniak, so daß die Haut der Bläschen überhaupt erst durch diese Mittel deutlich gemacht werden kann. Diese Schichte hat wohl Veranlassung gegeben zu der Annahme, daß die in Rede stehende Haut bloß von Körnchen gebildet sei. Die Bläschen sitzen, wie oben bemerkt, an den Arterienzweigen oder vielmehr an den diese einschließenden Gefäßscheiden, welche sie vom Hilus aus begleiten, sessil oder mit kurzen Stielen, deren jeder einen kleinen Arterienzweig enthält, und sind traubenförmig um die größeren Aeste gruppirt. Die Haut der Bläschen hat einen unmittelbaren Zusammenhang mit der Gefäßscheide, wie schon J. Müller[7]) richtig erkannte, und ist eine Fortsetzung derselben[8]). Behandelt man möglichst gereinigte Bläschen aus der Milz des Ochsen, des Kalbes oder der Katze mit verdünnter Kalilösung, so sieht man deutlich, wie das elastische Fasernetz des Bläschens sich in die elastischen Fa-

[1]) L. c. [2]) Allgemeine Anatomie S. 1001.
[3]) A physiological essay on the thymus gland. S. 81.
[4]) Der feinere Bau der Nebennieren. S. 10.
[5]) S. Icones physiol. Neue Ausgabe. [6]) L. c. [7]) L. c.
[8]) S. Icones physiol. Neue Ausgabe.

Digitized by Google

fern der Gefäßscheide unmittelbar fortsetzt, was besonders dann sehr deutlich ist, wenn das Bläschen, wie z. B. in umstehender Figur, im Theilungswinkel zweier Arterienästchen sitzt. Auf den Milzbläschen theilen sich die Arterienästchen, die an dieselben treten, sogleich in mehrere Zweige, die an den Seiten derselben fortlaufen, um sie am entgegengesetzten Ende wieder zu verlassen, wie weiter unten bei Betrachtung der Gefäße genauer angegeben werden soll. Ich muß J. Müller darin ganz beistimmen, daß die Bläschen der feineren Verzweigung der Arterien ganz fremd bleiben; ein Capillarnetz, wie manche Anatomen, z. B. Simon[1]) annehmen, existirt nicht auf denselben. Allerdings sieht man häufig in gut injicirten Milzen zahlreiche, netzförmig verbundene Gefäßchen auf den Bläschen; allein diese gehören den noch aufliegenden Parthieen der Pulpe an und die Arterien der Bläschen haben keinen unmittelbaren Zusammenhang mit denselben, wie man an sorgfältig gereinigten und mit Ammoniak oder Kali behandelten Bläschen aus einer gut injicirten Milz leicht erkennen kann. Mit den Venen stehen die Milzbläschen in keinerlei Verbindung und die Angabe von Giesker[2]), daß auf den Bläschen die Arterien schlingenförmig in Venenästchen umbiegen, die sich zu einem Stämmchen vereinigen, das in dieselbe Scheide tritt, in welcher das Arterienästchen liegt, ist unrichtig.

Fig. 8.

Um den Inhalt der Bläschen zu erforschen, ist es nöthig, dieselben möglichst zu isoliren und mit Nadel und Pinsel von der anhängenden Pulpe zu reinigen. Ganz gelingt diese Reinigung, wie oben schon bemerkt wurde, ohne Hülfe chemischer Agentien nie (am ehesten gelang sie mir noch bei der Katze), und es ist daher immer die Möglichkeit vorhanden, daß man einzelne Bestandtheile der umgebenden Pulpe für Bestandtheile des Bläscheninhalts halte; wenn man jedoch das Platzen der Bläschen unter dem Mikroskop beobachtet und den ausfließenden Strom im Auge behält, so wird man sich vor derartigen Täuschungen bewahren können. Die enthaltene Flüssigkeit ist gewöhnlich farblos, in einzelnen Fällen aber, wie Assolant[3]) und Spring[4]) angeben, und ich selbst in einem Falle sah, etwas röthlich. Sie besteht aus einem Plasma und darin suspendirten festen Formbestandtheilen. Das Plasma bleibt gewöhnlich flüssig; in einzelnen Fällen jedoch, deren Bedeutung noch zu eruiren ist, gerinnt es und schließt die Körperchen ein; beim Ochsen sah ich einigemale fadige Gerinnsel sich bilden und den Inhalt in Klumpen austreten, auch die oben erwähnten Beobachtungen von festem Inhalt der Milzkörperchen beim Menschen gehören ohne Zweifel hierher. Die Formbestandtheile schildere ich namentlich nach zahlreichen Beobachtungen vom Kalb und Ochsen, dem Schafe, Schweine, Pferde, der Katze und den Kaninchen, als den Thieren, bei denen sich am leichtesten eine genügende Zahl von Untersuchungen machen läßt. Beim Menschen, wo die Milzbläschen überhaupt selten deutlich zu sehen und überdies wegen ihrer Weichheit schwer zu isoliren sind, hat man nur in einzelnen Fällen, die aber dann zu isolirt dastehen, Gelegenheit zur Untersuchung des Inhalts. Die Formbestandtheile sind bei den genannten Thieren folgende: 1) runde Kerne von circa 0,005^{mm}, denen der übrigen Blutdrüsen ziemlich ähnlich, meist körnig (welche Beschaffenheit

[1]) L. c. S. 81. [2]) Splenologie S. 164. [3]) Diss. sur la rate. Paris 1801.
[4]) Mém. sur les corpuscules de la rate, p. 28.

Digitized by Google

im Wasser deutlicher hervortritt), seltener glatt und blaß, und dann meist mit einem deutlichen Nucleolus versehen; 2) Zellen von 0,007 — 0,010^{mm} mit 1 oder 2 Kernen, blaß, leer oder mit feinen Körnchen gefüllt; manche derselben sind den Lymphkörperchen sehr ähnlich und zeigen ihre Zellennatur erst bei Zusatz von Wasser oder Essigsäure. Die genannten Formbestandtheile fehlen nie und bilden immer den hauptsächlichsten und sehr oft den einzigen Bestandtheil des Inhalts. Andere Bestandtheile finden sich bisweilen, aber nicht regelmäßig; dazu gehören erstens Zellen, welche bis 0,020^{mm} und mehr im Durchmesser halten und eine Anzahl runder, scharf contourirter, Fettkörnchen ähnlicher Körner enthalten, die von 0,0009 — 0,005^{mm} groß und bald farblos, bald blaßgelblich sind. Ferner finden sich, und zwar bei manchen Thieren ziemlich häufig, bei anderen dagegen, wenigstens nach meinen bisherigen Beobachtungen gar nie, die unten genauer zu beschreibenden Bestandtheile der Pulpe, Zellen mit Blutkörpern, mit gelben Körnchen ꝛc. Am häufigsten finden sich diese Bestandtheile in den Milzbläschen der Wiederkäuer; bei der Katze habe ich sie etwa in $^1/_3$ der Fälle, beim Pferd, der Maus und Ratte bis jetzt nie gesehen, während z. B. beim Pferde die Pulpe dieselben in großer Menge enthielt. Die Deutung dieser Bestandtheile soll weiter unten versucht werden.

Ehe wir an die Beantwortung der Frage nach der Natur und Bedeutung der Milzbläschen gehen, ist es nöthig, einen Blick auf ihr Verhalten bei verschiedenen äußeren, theils während des Lebens, theils nach dem Tode stattfindenden Einwirkungen zu werfen, da sich daraus mancherlei für die Deutung wichtige Data ergeben. Was zuerst die Größe, d. i. den Grad der Füllung der Milzbläschen betrifft, so ist diese unter verschiedenen Verhältnissen sehr verschieden. Nach dem Tode sind sie im Allgemeinen nie so deutlich als im lebenden Thiere[1]; es hängt aber der Grad der Deutlichkeit, den sie in der Leiche bewahren, abgesehen von dem Grade der Fäulniß dieser, von verschiedenen Umständen ab. Unterbindet man nämlich sogleich nach dem Tode alle Gefäße der Milz, so bleiben die Bläschen lange gefüllt und sehr deutlich; unterläßt man dies, schneidet man die Milz heraus, ohne sie zu unterbinden, und läßt sie an der Luft liegen, so verliert sich allmälig ihre Füllung, sie fallen zusammen und werden nach einiger Zeit ganz unkennbar. Legt man die Milz darauf kurze Zeit in Wasser, so treten sie wieder etwas deutlicher hervor. Während des Lebens scheinen ebenfalls verschiedene Momente auf den Grad ihrer Füllung modificirend einzuwirken. Mehrere Beobachter, u. a. Ev. Home[2]), Heusinger[3]), Meckel[4]), Berthold[5]) geben an, daß sie besonders gefüllt seien, wenn kurze Zeit vor dem Tode viel Getränk eingenommen worden war. Ebenso sollen sie nach der Aufnahme von Speisen anschwellen: Schmidt[6]) und Giesker[7]) fanden sie daher besonders bei säugenden Kindern groß, und Spring[8]) giebt ebenfalls an, daß sie bei Thieren während der Absorption des Chylus anschwellen, bei hungernden Thieren zusammenfallen, daß überhaupt ihr Volumen in geradem Verhältniß zur Thätigkeit der Magen- und Darmauffaugung stehe. Henle[9]) meint auch, daß die beim Menschen dem Tode gewöhnlich längere

[1]) Spring. l. c. [2]) Reil's Archiv. IX. 547.
[3]) Ueber Bau und Verrichtung der Milz Thionville 1817. S. 131.
[4]) Anatomie, IV. 371. [5]) Physiologie. 2. Aufl. Bd. II. S. 116.
[6]) C. A. Schmidt, diss. de structura lienis. Halae 1819.
[7]) L. c. S. 159. [8]) Mém. cit. Expérience 9. 10. S. 28. 32. 33.
[9]) L. c. S. 1000.

Digitized by Google

Zeit vorangehende Abstinenz die Ursache ist, weshalb sie hier in der Regel weniger deutlich sind; daher finde man sie bei plötzlich nach einer Mahlzeit verstorbenen Personen gewöhnlich sehr angeschwollen. Bei vielen dieser Beobachtungen am Menschen scheint es mir noch keineswegs ausgemacht, wieviel auf Rechnung der Verdauung und wieviel bloß auf Rechnung der Todesart und des Zustandes von Frischheit, in welchem sie zur Untersuchung kommen, zu setzen ist. Wenn v. Heßling[1]) sagt, die Milzbläschen seien am entwickeltsten »in den Fällen, wo der Tod während oder kurze Zeit nach der Verdauung eintrat, — bei plötzlichen Todesfällen«, so könnte man versucht sein, die beiderlei Fälle für identisch zu halten. Die beim Menschen beobachteten Fälle scheinen mir noch zu wenig zahlreich und die vorhandenen zu wenig genau beschrieben, als daß sich daraus viel entnehmen ließe in Bezug auf den Einfluß, welchen Nahrungsaufnahme oder Entziehung auf die Füllung der Milzbläschen ausübt. Was die Versuche an Thieren betrifft, so ergaben die, welche ich anstellte, Resultate, welche mit den von Spring[2]) erhaltenen nichts weniger als übereinstimmen. Bei fünf erwachsenen Katzen, wovon ich zwei acht Tage und die drei anderen fünf Tage ohne Speise und Getränk einsperrte, waren die Milzbläschen so gefüllt und in so großer Anzahl vorhanden, daß die Pulpe verhältnißmäßig nur einen kleinen Raum zwischen den dichtgedrängten prallen Bläschen einnahm; während sie bei einer etwa fünf Stunden nach dem Fressen getödteten Katze und einem um eben diese Zeit untersuchten Hunde viel undeutlicher waren. Jedenfalls geht soviel aus diesen Versuchen hervor, daß die Milzbläschen durch Nahrungsentziehung allein nicht zusammenfallen. Daß unter dem Einfluß krankhafter Zustände des Körpers überhaupt und der Milz insbesondere die Milzbläschen sich entleeren und verschwinden, braucht kaum noch besonders erwähnt zu werden; man findet sie daher, wie auch v. Heßling's[3]) Zusammenstellungen zeigen, im Allgemeinen um so weniger, je länger die Krankheit gedauert hat. Ueber die Momente, welche auf die Färbung des Inhalts der Bläschen einen Einfluß ausüben, theilt fast nur Spring[4]) Einiges mit. Er fand die Bläschen nach Aufnahme von reichlichem Getränk, obgleich sehr gefüllt, doch durchsichtig, während sie nach reichlicher fester Nahrung, bei 24stündiger Entziehung von Getränk, opak, weißlich erschienen; nach längerem Hungern fand er den Inhalt blaßröthlich und ich selbst habe in einem Falle in den Bläschen einer Katze, welche fünf Tage gehungert hatte, rothe Flecken beobachtet, welche sich beim Zerdrücken der ersteren als Klumpen von Blutkörperchen ergaben.

Sind die Milzbläschen geschlossene Blasen, Drüsenblasen, denen der Blutdrüsen entsprechend, oder stehen sie mit irgend einem Röhrensystem in offener Verbindung, sind Erweiterungen desselben? Es ist diese Frage auf sehr verschiedene Weise beantwortet worden. Malphigi nannte diese Organe Drüschen, ohne aber den nach der damaligen Begriffsbestimmung für eine Drüse nothwendigen Ausführungsgang nachzuweisen. Später hielt man sie zumeist für geschlossene Blasen, so Heusinger[5]), J. Müller[6]), Henle[7]); ich selbst schloß mich dieser Ansicht an[8]) und stellte sie, nachdem ich die besondere membranöse Hülle, die ich für eine structurlose Drü-

---

[1]) Untersuchungen über die weißen Körperchen der menschlichen Milz. Regensburg 1842. S. 19.

[2]) L. c. [3]) L. c. S. 14. [4]) L. c. Expér. 9. 10.

[5]) L. c. [6]) L. c. [7]) L. c.

[8]) Der feine Bau der Nebennieren. S. 10.

Digitized by Google

fenmembran hielt, nachgewiesen, den geschlossenen Blasen der übrigen Blutgefäßdrüsen an die Seite. Auf der anderen Seite haben viele Anatomen einen Zusammenhang dieser Körper mit den Lymphgefäßen vermuthet, ohne ihn jedoch mit Bestimmtheit nachzuweisen: so Hewson[1]), Ev. Home[2]), Giesker[3]), Evans[4]), Huschke[5]); Tiedemann[6]) erklärte sogar die von Home beschriebenen Zellchen (Milzbläschen) geradezu selbst für Saugadern. In neuester Zeit haben namentlich Spring[7]), Gerlach[8]), Schaffner[9]) und Pölmann[10]) den Zusammenhang dieser Bläschen mit den Lymphgefäßen behauptet. Der Erstere sah von einigen Bläschen dicke weiße Verlängerungen ausgehen, die beim Druck zusammenfielen und zu durchsichtigen Strängen wurden, und vermuthet, es seien dies mit Lymphe gefüllte Verlängerungen (Lymphgefäße) gewesen. Gerlach erschließt den Zusammenhang daraus, daß die Bläschen bei angewandtem Druck ihren Inhalt in bestimmten Richtungen ergießen, welche sich bei näherer Untersuchung als Kanäle darstellen, deren Wandungen sich in der Structur mit denen der Malphigi'schen Bläschen so ziemlich gleich verhalten. Pölmann läßt mehrere Lymphgefäße strahlenförmig in ein Milzbläschen einmünden und Schaffner geht von der Verbindung der Milzbläschen mit den Lymphgefäßen als einer durch Gerlach ausgemachten Sache aus, ohne nur das Bedürfniß zu fühlen, Beweise dafür vorzubringen. Es läßt sich nun nicht läugnen, daß es Thatsachen giebt, welche einem solchen Zusammenhange das Wort reden; es gehört dazu namentlich eine gewisse Aehnlichkeit, welche die Milchbläschen in ihrem Verhalten mit den Lymphgefäßen haben. Die ersteren, wie die letzteren, sind überhaupt in der Leiche selten so deutlich als während des Lebens; die Milzbläschen entleeren sich in der Leiche, wie oben erwähnt, und verschwinden allmälig, wenn man nicht die Vorsicht gebraucht, sogleich nach dem Tode die Milzgefäße zu unterbinden. Aehnlich verhalten sich bekanntlich die Lymphgefäße. Diese Gründe allein können uns aber nicht veranlassen, eine offene Verbindung zwischen Milzbläschen und Lymphgefäßen anzunehmen, und um so weniger, wenn die anatomische Untersuchung dagegen spricht. Ich habe die Angaben der oben genannten Forscher wiederholt geprüft und mich nicht von ihrer Richtigkeit überzeugen können. Gegen Gerlach muß ich entschieden behaupten, daß die Ströme des bei angewandtem Druck aus den Bläschen austretenden Inhalts nicht von Wandungen umgeben sind. Die von den Milzbläschen ausgehenden Verlängerungen sind keine anderen als 1) die Gefäßstiele, deren Scheide sich in die Haut der Bläschen unmittelbar fortsetzt, aber außer der Arterie durchaus kein anderes Gefäß enthält; und dann 2) die feinen arteriellen Gefäßchen, welche aus der Theilung der Arterien der Bläschen hervorgehen und auf der dem Stiele entgegengesetzten Seite des Bläschens sie verlassen, um in die Pulpe auszustrahlen. Außer diesen zeigen sich bei den meisten Thieren durchaus keine anderen Verlängerungen; nur beim Ochsen sah ich einigemale dünne Bälkchen sich an die Bläschen ansetzen. Andere, namentlich gefäßartige, Fortsätze existiren nicht,

---

[1]) Experimental inquiries. III. 109. [2]) Reil's Archiv. IX. 547.
[3]) L. c. S. 167. [4]) Lond., Edinb. and Dublin, philos. magaz. 1843. Novbr.
[5]) Eingeweidelehre. [6]) Versuche über die Wege ꝛc. S. 94.
[7]) L. c. S. 32.
[8]) Zeitschrift für rationelle Medicin. VII. 77. Geweblehre. 218.
[9]) Zeitschr. f. rat. Med. VII. 345.
[10]) Annales et bulletin de la société de médecine de Gand. Année 1846. December. S. 249. pl. II.

Digitized by Google

und nirgends kann man sich von ihrer Abwesenheit besser überzeugen, als an den so leicht isolirbaren Bläschen der Katze, wenn sie nach mehrtägigem Hungern recht prall sind. Die Angaben von Schaffner und Pölmann muß ich für vollkommen irrthümlich erklären. Alle meine sonstigen Bemühungen, einen Zusammenhang zwischen Milzbläschen und Lymphgefäßen aufzufinden, blieben ohne Erfolg. Niemals, auch nicht wenn die Bläschen strotzend gefüllt waren, war ich im Stande, durch gelindes Drücken derselben ihren Inhalt in damit zusammenhängende Kanäle einzutreiben; immer platzten sie an verschiedenen Stellen. Versuche mit Injection der Lymphgefäße blieben ohne Resultat; ich verfolgte mehrmals an der frisch unterbundenen Milz des Ochsen die gefüllten Saugaderstämme mit dem Messer so weit als möglich in das Innere und setzte dann das Injectionsrohr ein, in der Hoffnung, den Widerstand der, nach manchen Angaben, im Innern der Organe selteneren Klappen überwinden zu können, jedoch vergebens; die Masse drang zwar ½″, ja sogar einmal über 1″ weit vorwärts, wurde aber dann durch Klappen aufgehalten. Die anatomische Untersuchung spricht daher bis jetzt durchaus gegen einen Zusammenhang der Milzbläschen mit den Lymphgefäßen. Aus der Beschaffenheit des Inhalts der Bläschen läßt sich ein Zusammenhang ebenfalls nicht erschließen. Ich habe oben erwähnt, daß dieser Inhalt zwar in seltenen Fällen von selbst gerinnt, wie die Lymphe; allein solche seltene Fälle sprechen, wie sich von selbst versteht, ebenso gut für als gegen eine Gleichheit des Inhalts der Milzbläschen und Lymphgefäße. Spring[1]) findet in der Uebereinstimmung der Färbung des Inhalts der ersteren mit dem der Lymph- und Chylusgefäße einen wichtigen Grund für den vermutheten Zusammenhang. Nach reichlichem Getränk fand er, wie schon erwähnt, die Milzbläschen durchsichtig, nach Darreichung reichlicher fester Nahrung weiß, entsprechend dem Verhalten der Chylusgefäße; bei hungernden Thieren sei deren Inhalt wie der der Lymphgefäße röthlich. Ich konnte diese großen Farbenunterschiede nicht beobachten; namentlich aber muß ich der auch von Nasse[2]) gemachten Angabe widersprechen, als sei die Milzlymphe nur bei hungernden Thieren roth. Ich fand z. B. beim Ochsen die Lymphe der aus dem Hilus der Milz hervorkommenden Lymphgefäße meistens röthlich oder röthlich-gelb, wie schon Hewson[3]) und Tiedemann[4]) angaben, gleichviel ob Magen und Darm des Thieres leer oder voll waren, während die oberflächlichen Lymphgefäße der Milz fast unter allen Umständen eine helle, klare Flüssigkeit führten. Die mikroskopischen Bestandtheile der Milzbläschen und der Milzlymphgefäße stimmen nur zum kleinsten Theil überein, wie sich aus der weiter unten folgenden Beschreibung der letzteren ergeben wird.

Diesen directen Beobachtungen gegenüber, welche bis jetzt durchaus gegen eine Verbindung der Milzbläschen mit den Lymphgefäßen sprechen, ist wohl der Umstand, daß die ersteren eine gewisse Aehnlichkeit mit bläschenförmigen Räumen in Lymphdrüsen haben, von keinem genügenden Gewichte. Bekanntlich hat zuerst Malpighi von Drüsenzellchen oder Follikeln in den Lymphdrüsen gesprochen und sie mit den Milzbläschen verglichen[5]). Es sind

---

[1]) L. c. S 28. 34. [2]) Dieses Handwörterbuch. II. 365.
[3]) Op. posthum. Cap. V.
[4]) Versuche über die Wege ꝛc. S. 34. 39. 45. 48. 51. 87. 90. 91.
[5]) Opp. omn. Lugd. Batav. 1687. de struct. glandul. conglobat. p. 4. Er beschreibt einen solchen Hohlraum als loculus, seu folliculus glandulosus, qui rotunda vel ovali constat forma etc. Membrana candida integratur molli, quae evacuato

Digitized by Google

dies die anſcheinend bläschenförmigen, weißen runden Erhabenheiten, die man auf der Oberfläche der Lymphdrüſen von Kindern, namentlich aber von gewiſſen Thieren, vor allem den Nagern, deutlich ſieht und durch Eintauchen der Drüſe in ſiedendes Waſſer, wodurch der Inhalt gerinnt, noch zu beſſerer und bleibenderer Anſchauung bringen kann. Schon Hewſon[1]), dem Manche, wie Gieſker[2]), irrthümlich eine Vergleichung dieſer weißen Gebilde mit Milzbläschen zuſchreiben, hat gezeigt, daß dies nur kleine Hervorragungen ſind, hervorgebracht durch die Windungen eines Lymphgefäßes um das andere. An ſolchen Umbiegungsſtellen ſind nun allerdings die Lymphgefäße, wie ja auch ſonſt an manchen Punkten, etwas erweitert[3]). Von dem Vorhandenſein wirklicher mit den Lymphgefäßen in Verbindung ſtehender und den Milzbläschen entſprechender Bläschen habe ich mich jedoch bis jetzt weder an injicirten noch uninjicirten Lymphdrüſen überzeugen können, wenn ich auch nicht läugnen will, daß die elaſtiſchen Faſern in der Wand dieſer Gefäße und die darauf ſich ausbreitenden Blutgefäße ſolchen Stellen eine entfernte Aehnlichkeit damit verleihen.

Es ſind alſo die Milzbläschen als geſchloſſene Blaſen zu betrachten; eine Drüſenmembran iſt jedoch an denſelben, wie oben bemerkt, nicht nachzuweiſen, und wir dürfen daher dieſe Gebilde nicht als eigentliche Drüſenblaſen an die der Schilddrüſe, der Nebennieren anreihen. Ob ſie deſſenungeachtet eine ähnliche Function und Bedeutung haben, iſt eine Frage, die bei dem jetzigen Stande unſerer Kenntniſſe nicht zu beantworten iſt.

4) Der Hauptbeſtandtheil des weichen Parenchyms der Milz und derjenige, in dem die Bläschen eingebettet liegen, iſt die rothe oder Gefäßſubſtanz, breiige Subſtanz, Subst. rubra, s. vasculosa, s. pulpa lienis. Es iſt dies eine mehr oder minder weiche, rothe, dem Anſehen nach geronnenem Blute ähnliche Subſtanz, die aber, namentlich in menſchlichen Leichen, in Bezug auf Conſiſtenz, Farbe ꝛc. die allergrößeſten Verſchiedenheiten zeigt. Von einer breiweichen Beſchaffenheit an, die bis zu dem Grade geht, daß ſie nach dem Anſchneiden der fibröſen Hülle ausfließt, zeigt ſie alle Abſtufungen der Conſiſtenz bis zu einem Grade von Feſtigkeit, bei dem ſich das Parenchym ziemlich leicht in dünne Scheiben ſchneiden läßt. Ebenſo verſchieden iſt die Farbe, bald dunkel ſchwarzroth, bald hellroth, bald grauroth oder bleigrau, bald homogen, bald gefleckt. Es ſind dieſe Verſchiedenheiten theils vom Alter abhängig (beim Neugeborenen z. B. iſt die Pulpe faſt immer feſt und dunkelroth), theils durch dem Tode unmittelbar vorangehende phyſiologiſche Zuſtände hervorgerufen, theils ſind ſie durch das Aufhören des Lebens bedingt (Leichenerſcheinungen), theils und vorzugsweiſe endlich ſind ſie die Reſultate pathologiſcher Zuſtände.

Die Erforſchung des Baues der Pulpe iſt wohl der ſchwierigſte Punkt in der Anatomie der Milz, daher auch die Anſichten über dieſen Gegenſtand ſehr verſchieden ſind. Ich will zuerſt die mikroſkopiſchen Elementartheile ſchildern, welche man aus der friſchen Pulpe erhält und dann die Structur derſelben, ſo wie ich ſie zu erkennen vermochte. Die Beſtandtheile ſind: 1) Kerne, von circa 0,005^{mm} beim Menſchen und 2) Zellen von 0,007 — 0,010^{mm} mit eben ſolchen Kernen; nicht ſelten auch anſcheinend homogene

---

humore in se ipsam collabitur et si secetur concavitas obvia fit et persimilis est glandulis lienis.

[1]) Experim. inquiries. III. S. 55. [2]) L. c. S. 108.

[3]) Vergl. auch Huſchke. Sömmering's Anat. V. 179.

rundliche oder unregelmäßige Körper, die erst bei Zusatz von Wasser einen Unterschied von Kern und Hülle zeigen. Die Zahl der Kerne ist meist bedeutender als die der Zellen. Es gleichen diese Bestandtheile vollkommen den oben beschriebenen des Bläscheninhalts und sind offenbar identisch damit. Dazu kommen aber noch andere Elemente, die man in den Bläschen nicht constant findet, nämlich einmal nicht bei allen Thieren und, bei denen sie vorkommen, nur bisweilen. Es sind dies 3) Blutkörperchen von sehr verschiedenem Verhalten gegen Wasser. Die einen verschwinden im Wasser sehr bald, die andern meist saturirter gelb gefärbten bleiben selbst nach sehr langer Berührung mit Wasser noch sichtbar. Die kleinen sind im Allgemeinen resistenter als die größeren. Nicht selten, namentlich häufig z. B. beim Pferde, finden sich auch zahlreiche Klumpen zusammengeballter Blutkörperchen. Der Menge nach überwiegen meist die Blutkörperchen über alle übrigen Bestandtheile. 4) Zellen von 0,008—0,020^{mm}, welche nebst einem selten fehlenden Kern ein oder mehrere, bis 10 und mehr, unveränderte oder nur wenig veränderten Blutkörperchen enthalten. Bei Wasserzusatz sieht man nicht selten auf's Deutlichste sich die Zellmembran vom Inhalt abheben und ausdehnen, und sogar die Blutkörperchen im Innern beim Rollen der Zellen ihren Platz verändern. Die Blutkörperchen selbst bleiben meist im Wasser unverändert, mehrmals sah ich sie aber auch innerhalb der Zellen sich ausdehnen, platzen und verschwinden. Am zahlreichsten und schönsten finden sich diese Zellen und auch die folgenden Bestandtheile in der Milz mancher Nager[1]) und des Pferdes, aber auch in der menschlichen Milz sah ich sie oft in großer Menge. 5) Gesättigt gelbe, theils runde, theils unregelmäßige Körner von einer Größe, die von der der Blutkörperchen wenig verschieden ist, bis herab zu der Größe von Pigmentkörnchen, theils einzeln, theils in rundlichen Haufen. Die meisten dieser Körner verändern sich weder in Wasser, noch in Essigsäure, viele selbst nicht in Ammoniak. 6) Zellen, welche eine verschiedene Anzahl der oben beschriebenen Körner enthalten, theils allein, theils mit Blutkörperchen, bis zu welchen sich alle Uebergangsstufen finden. 7) Von den in Haufen zusammenliegenden gelben oder auch braunen Körnern giebt es Uebergänge zu anscheinend ganz homogenen, großen gelben Klumpen oder Kugeln die, die bisweilen auch in Zellen enthalten sind und nicht selten dieselben vollkommen ausfüllen, so daß sich erst bei Wasserzusatz eine Membran abhebt. Daß diese Kugeln durch Verschmelzung einzelner Körner entstehen, erkennt man namentlich bei längerer Einwirkung des Wassers oder von Essigsäure und Alkalien, wobei sie allmälig in solche zerfallen. 8) Nebst diesen gelben Körnern finden sich auch farblose von der verschiedensten Größe, oft in sehr großer Menge, theils und hauptsächlich frei, theils in Zellen. 9) In der menschlichen Pulpe sieht man überdies häufig, namentlich wenn sie nicht mehr frisch ist, zahlreiche jener spindelförmigen Zellen mit rundlichem, seitlich eingelagerten Kern, die oben als organische Muskelfaserzellen beschrieben wurden und hin und wieder platte, rundliche oder längliche Zellen, die man nur für Epithelialzellen von Gefäßen halten kann.

Läßt man die Milz kurze Zeit in Wasser maceriren, so erkennt man, daß die Pulpe ebenfalls von einem Balkennetz und zwar dem feinsten durchzogen ist, das zum Theil aus elastischen, zum Theil aus organischen Muskelfasern besteht, so daß also die anscheinende Homogeneität der Pulpe nur durch

[1]) Bei weitem am ausgezeichnetsten sah ich sie in der Milz eines im Winterschlaf begriffenen Murmelthieres.

Digitized by Google

die Kleinheit des darin liegenden Faſernetzes bedingt iſt. Wie ſind aber nun die Räume zwiſchen dieſen feinſten Balken beſchaffen, in welchen eben die im Vorigen beſchriebenen mikroſkopiſchen Elementartheile gelagert ſein müſſen? Bekanntlich war Malpighi[1]) der Anſicht, es ſei die geſammte, geronnenem Blute ähnliche Pulpe frei in Zellen und Kammern gelagert, welche ſowohl unter ſich als mit den Venenſtämmen (durch die Stigmata) communicirten und deren Häute von Fortſätzen der Venenhäute gebildet würden, kurz er betrachtete die Räume, in welchen ſich die Pulpe befindet, als Venenräume, in welchem die Arterienzweige mit den Bläschen frei aufgehängt ſeien und in welche ſich die Arterien öffnen. Dieſe irrthümliche Anſicht wurde von Ruyſch[2]) mit Glück bekämpft, welcher durch ſeine Injectionen zeigte, daß faſt die geſammte rothe Subſtanz nur aus einem Convolut ſehr feiner Blutgefäße beſtehe. Es iſt leicht, ſich von der Richtigkeit dieſer letzteren Anſicht im Allgemeinen zu überzeugen, dagegen bietet die Unterſuchung der Anordnung dieſes Gefäßſyſtems keine geringen Schwierigkeiten dar, und namentlich iſt die Art des Uebergangs der Arterien in die Venen noch immer nicht genügend ermittelt, da es ohne Zerreißung nicht gelingt, Injectionsmaſſen aus den Arterien in die Venen überzutreiben und bei der Unterſuchung an der uninjicirten Milz ſich ebenfalls unüberſteigliche Schwierigkeiten entgegenſetzen. So weit es erkannt iſt, ſoll das Gefäßſyſtem der Pulpe im Folgenden ſeine Darſtellung finden.

5) Die Blutgefäße der Milz ſind im Verhältniß zur Größe dieſer größer als bei irgend einem andern Organ, die Schilddrüſe etwa ausgenommen, und weiſen dadurch ſchon auf das Entſchiedenſte auf die Bedeutung der Milz für das Blutleben hin. Im Hilus werden dieſelben, wie ſchon oben erwähnt, von einer Fortſetzung der tunica propria umgeben, welche dieſelben in das Innere des Organs begleitet.

a) Arterien. Die A. splenica, welche einen ſehr bedeutenden Durchmeſſer (nach Krauſe von $2^3/_4 - 3'''$) und verhältnißmäßig ſehr dicke Wandungen beſitzt, tritt beim Menſchen, im Hilus in 6—12 Aeſte geſpalten und von ebenſoviel röhrenförmigen Scheiden der tun. propria umfaßt, in das Innere. Jede Scheide nimmt nebſt der Arterie auch noch eine Vene und meiſt Nerven- und Lymphgefäße auf. Die Arterie, welche im Anfang ziemlich locker in der Scheide liegt und ſich leicht davon trennen läßt, weiterhin aber ſich inniger damit verbindet, theilt ſich ziemlich raſch in ihre Aeſte, indem ſie ſogleich nach allen Seiten ſtrauchartig in eine Menge verſchieden ſtarker und langer Aeſte ausſtrahlt, welche ſich durch abermalige Theilung alsbald ſehr verfeinern. An den feinern Aeſtchen ſitzen in der oben erwähnten Weiſe die Milzbläschen an, deren Hülle, wie wir geſehen, eine unmittelbare Fortſetzung der Arterienſcheide iſt. In dieſen Scheiden, an welchen die Bläschen ſitzen, ſind keine Venen mehr enthalten, ſondern nur Arterien, und die Venen ſtehen überhaupt mit den Bläschen in keinerlei Verbindung; es müſſen ſich daher die Scheiden, welche anfangs Arterien und Venen zugleich einſchließen, entweder da, wo die beiderlei Gefäße einander verlaſſen, ſpalten, oder es müſſen die Venen ganz aus der Scheide heraustreten und ſie den Arterien allein überlaſſen. Welches von beiden der Fall iſt, ſoll weiter unten bei Betrachtung der Venen unterſucht werden. Die Arterialäſtchen,

[1]) Opp. omn. Lugd. Batav. 1687. de liene S. 299.

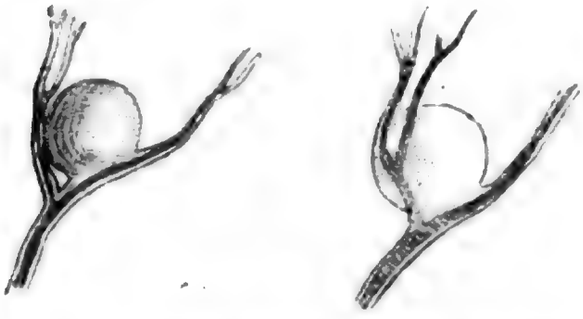
[2]) Opp. omn. anat. chirurgica. Amstelod. 1721. 4. epistolae. Joh. J. Campdomerci epist. ad F. R. et responsio F. R. p. 6. und Tab. IV.

Digitized by Google

welche an die Bläschen gelangt sind, theilen sich auf denselben spitzwinklig in mehrere Zweige, die aber die Bläschen wieder verlassen, ohne sich auf ihnen in ein Capillarnetz aufzulösen, wie schon J. Müller ganz richtig angegeben hat, und endlich in noch feinere Zweige gespalten, in die Pulpe ausstrahlen. Indem an den Bläschen die feinere Vertheilung der Arterien ziemlich plötzlich beginnt und dieselben darnach rasch in zahlreiche Zweige zerfahren, entstehen Gefäßbüschel, welche man besonders an injicirten und dann macerirten Milzen, wenn die Bläschen entleert und zusammengefallen sind, als flottirende feine Büschel oder Quasten (die sog. penicilli) deutlich sieht. Die aus der Theilung auf den Bläschen hervorgegangenen Arterienästchen haben einen Durchmesser von 0,012^{mm} (beim Ochsen) und besitzen keine unterscheidbare Gefäßscheide mehr; sie strahlen in die Pulpe aus, um in derselben ein capillares Netz von ziemlich gleich weiten (0,007—0,010^{mm} im Durchmesser haltenden) Gefäßchen zu bilden. Wenn J. Müller[1]) sagt, daß sich die Arterienästchen in der Wand der Bläschen theilen, so ist dies in einer gewissen Beziehung und für manche Fälle richtig, indem eine scharfe Scheidung zwischen Bläschen und Scheide, da wo erstere auf letzteren aufsitzen, natürlich nicht möglich ist, weil die Membran der Bläschen eine unmittelbare Fortsetzung der Gefäßscheide ist. Sitzt daher z. B. ein Bläschen wie in Nr. 1 der beistehenden Figur axillär im Abgangswinkel eines kleineren Arterienästchens, so wird sich das Gefäßchen in der Wand des Bläschens zu theilen scheinen. Nicht immer aber ist dies der Fall; bisweilen liegen die sich theilenden Gefäßchen nur auf den Bläschen, ohne alle Verbindung damit und können, wie in Nr. 2, beim Wenden des Bläschens in eine seitliche Lage gebracht werden. Die in die Pulpe ausstrahlenden capillaren Aeste, welche sich durch Injection von der Arterie aus ziemlich leicht füllen, bilden einen nicht kleinen Theil der ersteren. Ein capillares Gefäßnetz auf den Bläschen selbst existirt, wie schon oben bemerkt, nicht, wohl aber sind die die Bläschen zunächst umgebenden Parthien der Pulpe besonders reich an den genannten Gefäßchen. Hat man eine Milz durch die Arterie gut injicirt, so findet man die Umgebung der Bläschen immer am meisten geröthet und sie selbst dadurch verdeckt, ein Umstand, der wohl zu dem Irrthum von Ruysch[2]), daß die Milzbläschen nur aus Gefäßchen bestänben, mit Veranlassung gegeben hat.

Fig. 9.

Nr. 2. Nr. 1.



b) Venen. Die Milzvene besitzt ebenfalls einen sehr bedeutenden, den der Arterie um das 3—5fache übertreffenden Durchmesser und dabei sehr dünne Wände. Die Zahl ihrer Aeste ist der der Arterienäste gleich, und stets liegt im Hilus ein Arterienstamm mit einem Venenstamm zusammen in einer Scheide eingeschlossen. Die Venenhaut legt sich eng an die Scheide an und läßt sich im weiten Verlauf nicht mehr davon trennen. Die Vertheilung der Vene geschieht auf doppelte Weise; einmal theilt sie sich regelmäßig dichotomisch in allmälig feinere Aeste, zugleich aber münden in den Stamm und die Aeste allseitig rechtwinklich Venenzweigelchen von sehr kleinem Durchmesser.

[1]) L. c. S. 87. [2]) L. c. p. 7. Tab. IV. Fig. 4.

Digitized by Google

Schneidet man den Venenstamm und dessen Aeste in die Milz hinein auf, so bemerkt man zahlreiche kleine Oeffnungen, die sog. Stigmata Malpighii, welche von diesem Forscher für die Communicationsöffnungen der Venen mit seinen Milzzellen gehalten wurden, aber nur die Einmündungsstellen solcher kleinen Venenästchen sind. Es ist oben die Frage berührt worden, wo und wie die Arterien sich von den Venen trennen, da anfänglich beide in eine Scheide eingeschlossen sind und doch weiterhin die Arterien, allein in eine Scheide eingeschlossen, zu den Bläschen gelangen. Untersucht man die Venen vom Stamm aus gegen die Verzweigungen, so sieht man, daß eine besondere Scheide eigentlich nur an den größeren Venenästen nachweisbar ist, daß aber weiterhin Scheide und Venenhaut zu einem einfachen dünnen Häutchen zusammenschwinden, an dem ein Unterschied der beiden nicht mehr zu erkennen ist. Beim Menschen findet das Letztere nicht in dem auffallenden Grade statt, wie bei manchen Thieren; dort kann man vom Stamm aus die Milzvene sehr weit in ihre Aeste hinein aufschneiden, während man z. B. beim Schaf sehr bald nicht mehr weiß, ob man sich noch in einem Venenkanal oder schon in der Masse der Pulpe befindet. Diese Dünnwandigkeit macht natürlich die Verfolgung der feinsten Venen außerordentlich schwierig; diese Kanäle zerreißen nämlich sowohl beim Injiciren als beim Einblasen von Luft sehr leicht und es ergießt sich die Luft oder Masse in alle Räume zwischen den Balken, wodurch die Milz bedeutend aufschwillt. Dieser Umstand ist es ohne Zweifel, der zu der Ansicht von Malpighi Veranlassung gegeben hat, daß in der Milz Zellen vorhanden seien, welche durch die Stigmata mit den Venen in Verbindung stehen, und in welche sich das Blut aus den Arterien ergieße. So leicht es nun ist, sich von der Unrichtigkeit dieser Ansicht Malpighi's zu überzeugen, so schwierig ist die Ermittlung des Verhaltens der feineren Venen sowohl nach Bau als nach Form. Was das Letztere betrifft, so geben mehrere Beobachter an, daß die Venen sehr weit und sinusartig seien. Nach J. Müller[1]) setzen sich die capillaren Arterien in anastomosirende weite Venenanfänge fort, die kaum noch eine Wandung zu haben scheinen; nach Krause[2]) bilden die Venen zahlreiche Anastomosen und schlauchartige Ausbuchtungen, welche Aehnlichkeit mit Zellen haben; zwischen den Erweiterungen, da wo sie sich zwischen den Trabekeln hindurchdrängen, seien sie eingeschnürt und münden mit ziemlich engen Mündungen (stigmata) in die größeren Venenäste. Aehnliche Erweiterungen finden wir bei Pölmann[3]) beschrieben und abgebildet. Auch Hyrtl[4]) giebt an, daß die Venen nebst den unter rechten Winkeln aufsitzenden Seitenästen noch mit vielen sinusartigen Ausbuchtungen versehen sind, wie die Venen der Schwellgewebe. Ich habe wohl an gut injicirten Stücken öfters bauchige Erweiterungen kleiner Venenästchen, aber niemals eigentlich zellige Ausbuchtungen beobachtet. Was den Bau betrifft, so ist es, wenigstens an der Ochsenmilz, die ich vorzugsweise untersuchte, mir nicht möglich gewesen, an den feinsten injicirten Venenzweigen noch eine Membran zu erkennen, und eben so wenig war ich je im Stande, einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen diesen Venen und den oben beschriebenen, aus den Arterien entstehenden capillaren Zweigen nachzuweisen. Wo immer man auch aus einer injicirten Milz ein Stückchen herausnimmt, nie sieht man, daß an den arteriellen Gefäßbüscheln und Capillaren auch nur ein Venenästchen hängt. Es scheint mir dies ebenfalls sehr dafür zu

[1]) Archiv. 1834. S. 89. [2]) Anatomie. I. S. 519.
[3]) L. c. S. 236. Pl. I. b. b. [4]) Anatomie. S. 466.

Digitized by Google

sprechen, daß keine continuirliche Verbindung der beiderlei Gefäße vermittelst einer Gefäßhaut stattfindet, oder wenigstens, daß diese so fein ist, daß sie sich nicht als Membran herausnehmen läßt. In der ganz frischen menschlichen und Pferdemilz sah ich mehrmals feine Kanäle, deren Wand nur aus einer Lage zusammenhängender Epitheliumzellen bestand; ich zweifle nicht, daß dies die feinsten Venencanäle waren, die nur noch aus Epithelium bestehen.

6) Milzblut. Für die Erkenntniß der Function der Milz ist es von der größten Wichtigkeit, die Beschaffenheit des aus der Milz zurückkehrenden Blutes zu untersuchen und mit der des Blutes der Milzarterie zu vergleichen, da sich auf diesem Wege am leichtesten die Bedeutung der Milz für das Blutleben wird erkennen lassen. Die mikroskopische Untersuchung des Milzvenenblutes hat nicht immer übereinstimmende Resultate gegeben; in Verbindung mit den nachher zu erwähnenden der chemischen Untersuchung sind sie dessenungeachtet von Werth. Beim Kalbe enthält dasselbe öfters, jedoch durchaus nicht in allen Fällen, Zellen mit Blutkörperchen und ebenso beim Schweine; beim Pferde fand ich in einem Falle so zahlreiche Zellen mit je 1—5 Blutkörperchen, daß sie den Hauptbestandtheil des Milzvenenbluts bildeten, während im Blut der Milzarterie keine einzige sich fand. In anderen Fällen fehlten sie wieder durchaus. Beim Ochsen fand ich zu verschiedenen Malen Zellen mit kleinen gelben Körnchen, größere gesättigt gelbe Kugeln und farblose Körnchenzellen.

Weit constantere Resultate haben die chemischen Forschungen ergeben, welche Béclard[1]) über die Beschaffenheit des Milzvenenblutes beim Hunde, und beim Pferde anstellte. Derselbe hat das Blut der vena splenica mit dem der vena jugularis desselben Thiers, und zur gleichen Zeit genommen, verglichen, im Ganzen in 16 Fällen, bei 14 Hunden und 2 Pferden. In allen Fällen wurde 1) die Menge des Wassers, 2) des Eiweißes und der Salze und 3) der Blutkörperchen und des Fibrins bestimmt; diese beiden letzteren Bestandtheile wurden nur bei den Pferden von einander getrennt. Die Resultate sind in folgender Tabelle enthalten:

---

[1]) Comptes rendus. 3. Janvier 1848. — Gazette médicale. 1848. Nr. 4. 22. Janv. — Archives générales de médecine. Octobre — Décembre 1848.

Digitized by Google

	Vena splenica.				Vena jugularis.			
	Wasser.	Blutkörperchen und Fibrin.		Eiweiß und Salze.	Wasser.	Blutkörperchen und Fibrin.		Eiweiß und Salze.
Hund	826,81	81,77		91,41	810,60	98,31		91,10
»	764,12	143,64		92,24	751,703	180,178		68,119
»	765,45	144,82		89,37	764,33	164,25		71,42
»	746,307	128,901		124,792	778,87	141,72		79,41
»	781,82	138,44		79,74	774,41	152,36		73,23
»	783,93	117,82		98,25	785,51	131,42		83,07
»	760,22	161,35		78,43	758,42	177,29		64,29
»	88,92	135,70		75,86	769,23	155,37		75,40
»	755,85	164,29		79,86	749,32	185,09		65,59
»	802,94	101,33		95,73	798,53	112,21		89,20
»	763,92	142,36		93,72	763,38	158,42		78,20
»	791,35	127,43		18,22	786,57	142,31		71,12
»	788,25	126,73		85,02	793,37	135,24		71,39
»	774,25	136,48		89,27	771,73	149,54		78,73
		Blutk.	Fibrin.			Blutk.	Fibrin.	
Pferd	786,91	113,53	4,62	94,94	782,95	128,44	4,16	84,45
»	794,22	109,99	4,32	91,47	788,95	119,39	4,01	87,65

Es ist aus dieser Tabelle ersichtlich, daß in allen Fällen das Blut der Milzvene um ein Erhebliches (im Mittel um 16,08) ärmer an Blutkörperchen ist als das übrige Venenblut, als dessen Repräsentant das Blut der vena jugularis wohl gelten kann. Was den Faserstoff betrifft, so zeigen die zwei Fälle beim Pferde, in denen er isolirt bestimmt werden konnte, daß seine Menge im Milzvenenblut bedeutender ist als im übrigen Venenblut, so daß, dies übergetragen auf die Fälle beim Hunde, die Verminderung der Blutkörperchen hier noch bedeutender ist, als die obigen Zahlen angeben.

An Eiweißstoff war in allen Fällen das Milzvenenblut reicher, als das übrige Venenblut. Aus diesen Ergebnissen der chemischen Untersuchung zog Béclard denselben Schluß, wie Kölliker und ich aus unsern mikroskopischen, nämlich, daß die Milz das Organ ist, in welchem die Blutkörperchen zu Grunde gehen.

7) Die Lymphgefäße der Milz sind bekanntlich theils oberflächliche, dem Peritonealüberzug angehörige, theils tiefe, welche mit den Venen im Hilus aus dem Innern des Organs hervorkommen. Die ersteren sind, wenigstens bei den Wiederkäuern und dem Pferde sehr zahlreich und enthalten meist eine helle Flüssigkeit, die letzteren, die viel weniger zahlreich sind, häufiger eine röthlich-gelbe oder röthliche. Die letzteren, die man besonders an frisch geschlachteten Ochsen, deren Milz man bald nach dem Tode unterbunden hat, deutlich sehen kann, laufen innerhalb der Scheiden auf und neben den Blutgefäßen. Die Bemühungen, das Verhalten derselben im Innern, namentlich aber ihren Ursprung zu ermitteln, sind bis jetzt fruchtlos gewesen, da Injectionen von den Stämmen aus nicht gelingen, und im Zustande natürlicher Füllung dieselben nur eine kurze Strecke weit in das Innere verfolgt werden können, bis in die Pulpe hinein. Dieselben zu verfolgen, ist auf keine Weise möglich und wir wissen daher bis jetzt durchaus nicht, ob sie

Digitized by Google

bis dahin gelangen, und wenn dieses, wie sie sich verhalten. Gerlach[1]) hält Röhren von 0,018^{mm} — 0,022^{mm} mit bloßer Längsfaserhaut mit einzelnen queren Kernen, die nach einigem Auswässern der Pulpe zu Tage kommen, für Lymphgefäße, eine Annahme, die durch nichts unterstützt ist. Noch viel weniger kann ich die von Pölmann[2]) beschriebenen Gefäße für Lymphgefäße halten, und was endlich die Schaffner'schen[3]) Lymphgefäße betrifft, so sind diese entschieden eins und dasselbe mit den Arterienscheiden[4]). Ueber die vermeintliche Verbindung der Milzbläschen mit den Lymphgefäßen habe ich mich oben schon ausgesprochen. Zuführende Lymphgefäße besitzt die Milz nicht. Bekanntlich hatte Tiedemann[5]) die Behauptung aufgestellt, daß bei Chelonia alle Saugadern des Dünndarms als vasa inferentia zur Milz gehen und erst aus dieser vasa efferentia heraustreten, welche ihren Lauf zum Milchbrustgang fortsetzen, und daraus auf die Lymphdrüsennatur der Milz geschlossen. Schon Bojanus[6]) und Meckel[7]) haben die Unrichtigkeit dieser Ansicht nachgewiesen, die man wohl auch auf die höheren Thiere übergetragen hat, und es fällt damit jede Berechtigung für die Vergleichung der Milz mit einer Lymphdrüse weg.

8) Was die Beschaffenheit der Milzlymphe betrifft, so ist schon erwähnt worden, daß die Lymphe der tiefen aus dem Hilus kommenden Lymphgefäße wenigstens bei den Wiederkäuern und dem Pferde sehr häufig röthlich oder röthlichgelb ist, und daß dies nicht, wie Nasse[8]) und Spring[9]) angeben, ein bloßer Effect der Nahrungsentziehung ist. Diese Farbe ist durch Blutkörperchen bedingt, welche in großer Menge vorhanden sind und sich der Mehrzahl nach leicht in Wasser lösen; nebstdem finden sich die Kerne und Zellen der Lymphe und bisweilen einzelne saturirt gelbe Körner von verschiedener Größe, wie sie sich in der Pulpe finden, frei oder in Zellen.

9) Nerven. Sie stammen aus dem Milzgeflechte des Sympathicus, umflechten die Milzarterie und ihre Aeste und anastomosiren mehrfach. Ihre Zahl sowohl als ihr Volumen ist im Verhältniß zur Größe des Organs bedeutend und namentlich ist dies der Fall bei den Wiederkäuern, deren Milz sehr voluminöse Nerven besitzt. Der Bau dieser Nerven ist insofern eigenthümlich, als sie insgesammt eine überwiegende Menge von Remak'schen Fasern enthalten. Bei den Wiederkäuern sind diese am zahlreichsten und hier giebt es Nervenästchen, die auf zahllose Remak'sche oder embryonale Nervenfasern nur eine einzige dunkelrandige besitzen, ja es giebt selbst Aestchen, die durchaus nur aus den embryonalen Fasern bestehen. Beim Menschen ist das Verhältniß der beiderlei Fasern nicht in diesem Grade ungleich, jedoch habe ich auch hier in Aestchen von 0,550^{mm} nur 4 dunkelrandige Fasern gezählt. Diese letzteren gehören theils der dicken, theils der dünnen Art an. Wie mir Kölliker brieflichwittheilte, fand er Theilungen in den Stämmen der Milznerven; es wäre möglich, daß manche der dünnen Fasern durch Theilung entstandene sind. Die Nerven lassen sich in den Scheiden sehr weit

---

[1]) Gewebslehre. S. 214. [2]) L. c. [3]) L. c.

[4]) In der Pulpe der menschlichen Milz sah ich einigemale eine weißlich-graue gradirte Zeichnung, die Adern von ziemlich bedeutendem Durchmesser. Diese weißlichen Adern bestanden aus geronnenem Faserstoff, in welchem farblose Lymphkörperchen, ähnliche Zellen und Kerne zu Klumpen verbunden waren. Es wäre möglich, daß die Pulpe dieses Ansehen einer natürlichen Füllung der Lymphgefäße verdankt.

[5]) Versuche über die Wege ꝛc. S. 89. [6]) Anat. testud. Vilnae. 1821. S. 545.

[7]) Vergl. Anat. V. S. 233.

[8]) L. c. [9]) L. c.

Digitized by Google

in die Milz hinein verfolgen; was ihre Endigung in der Substanz der Milz betrifft, so scheint diese eine ähnliche wie in muskulösen Gebilden zu sein. Beim Ochsen sah ich mehrmals an der Seite von Milzbläschen blasse Fasern mit Kernanschwellungen, die sich ganz wie im elektrischen Organ unter sehr stumpfen Winkeln theilten. Ich glaube nicht, daß man diesen embryonalen Fasern, die, wie es hiernach scheint, allein die feinsten Nervenenden ausmachen, die Bedeutung von Nervenfasern wird absprechen können, welche ich schon an einem anderen Orte[1]) für die embryonalen Nervenfasern überhaupt in Anspruch genommen habe.

Fig. 10.

Es ist nun noch die Frage zu beantworten, wo die oben beschriebenen mikroskopischen Bestandtheile der Pulpa gelagert sind, ob in den Gefäßen oder in den Räumen zwischen Gefäßen und Balken. Die aus Blutkörperchen entstehenden Formen bilden sich ohne Zweifel, wie unten noch näher auseinander gesetzt werden soll, in kleinen Extravasaten. Was die Parenchym-Kerne und Zellen betrifft, so muß man annehmen, daß diese, wie man auch schon durch ihre Benennung ausgedrückt hat, ein, allerdings sehr weiches und wandelbares, Parenchym zwischen Balken, Blutgefäßen, Nerven bilden, in dem die eben genannten Extravasate sich mit größter Leichtigkeit bilden werden.

10. Entwickelung der Milz. Beim Menschen sah Meckel[2]) dieselbe zuerst im zweiten Monat als ein kleines, weißliches, an beiden Enden zugespitztes gelapptes Körperchen; sie entsteht aus einem besondern Blastem an der großen Curvatur des Magens. Ihr relatives Verhältniß zum Körper nimmt allmälig zu und damit auch ihre histiologische Entwickelung. Bei $2\frac{1}{2}$″ langen Schafembryonen war sie noch ganz farblos, aus zahlreichen Kernen und Zellen bestehend, eine einfache Zellenanlage, fast ohne Blutkörperchen, und wohl auch noch ohne alle Beziehung zum Blutleben. Bei etwas älteren Embryonen ist die Milz roth, enthält Blutgefäße, zahlreiche Blutkörperchen und auch Zellen mit solchen. Bei einem zwölfwöchentlichen menschlichen Embryo enthielt sie nebst zahlreichen Blutkörperchen von sehr verschiedener Größe Zellen mit Blutkörperchen und mit gelben, in Wasser sich nicht verändernden Körnern, Kerne, Zellen und Faserzellen. Die histiologische Differenzirung der Zellen der ersten Bildung zu Balken, Gefäßen ꝛc. bietet nichts Besonderes dar; über die Entwickelung der Milzbläschen besitze ich keine Erfahrungen.

B. Vögel.

Ueber die Milz der Vögel kann ich kurz sein. Ihre Untersuchung giebt keine wesentlicheren Aufschlüsse als die der Säugethiere. Die Scheidenfortsätze und Balken verhalten sich in ähnlicher Weise wie bei diesen, und auch hier lassen sich contractile Faserzellen darin nachweisen. Milzbläschen sind vorhanden und hängen ebenfalls mit der Gefäßscheide zusammen; ihre Hülle

---

[1]) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. I. 44. [2]) Anatomie IV. 374.

Digitized by Google

ist von einer Fortsetzung dieser gebildet; sehr häufig sitzen sie in den Theilungswinkeln der Gefäße. Eine Verbindung derselben mit den Lymphgefäßen ist eben so wenig nachzuweisen als bei den Säugethieren, und Schaffner[1]), der dieselben als in Verbindung damit stehend beschreibt und abbildet, hat, wie aus der Abbildung leicht zu ersehen, die gewöhnlichen Gefäßscheiden für Lymphgefäße genommen. Die Zellen mit Blutkörperchen, mit gelben Körnchen ꝛc. finden sich auch bei den Vögeln, im Allgemeinen jedoch weniger deutlich als bei Säugethieren und niederen Wirbelthieren.

C. Reptilien.

Dagegen giebt die mikroskopische Untersuchung der Milz der Amphibien und insbesondere der nackten Amphibien viele wichtige Aufschlüsse über die in der Milz stattfindenden Vorgänge, und es ist daher das Studium dieser besonders wichtig. Gefäßscheiden und Balken finden sich auch in der Milz der Amphibien allgemein; die Balken bestehen theils aus elastischen Fasern, theils aus platten Fasern mit langgestreckten Kernen, die wohl auch nichts anderes als organische Muskelfasern sind. Die Gefäße sind häufig durch feine Balken von elastischem Gewebe verbunden. Milzbläschen sind bei den nackten Amphibien entschieden nicht vorhanden, obgleich Schaffner deren Anwesenheit behauptet; die beschuppten Amphibien scheinen aber ziemlich allgemein solche zu besitzen und schon J. Müller hat sie bei den Schildkröten gesehen. Die mikroskopischen Bestandtheile der Milz der nackten Amphibien sind namentlich folgende: 1) farblose Elemente und zwar a. Kerne von 0,012^{mm}, theils rund, theils unregelmäßig, glatt, schillernd, in Wasser körnig werdend. b. Zellen von 0,012—0,020 mit eben solchen Kernen. Viele derselben, bisweilen fast alle, erscheinen anfangs homogen und zeigen ihre Zellennatur erst bei Zusatz von Wasser. Nebstdem finden sich Zellen, welche blasse, glänzende, fettähnliche Körner enthalten. 2) Farbige Elemente, nämlich: a. Blutkörperchen von sehr verschiedener Gestalt und Größe und sehr verschiedenem Verhalten gegen Reagentien. Was das Letztere betrifft, so wird bei den einen im Wasser ein Kern sichtbar, bei den anderen nicht; die einen bleiben elliptisch, andere werden rund; bei manchen hat der gefärbte Inhalt eine gezackte Form angenommen, während der Rand blaß und gefaltet ist und endlich finden sich verschrumpfte saturirt gelbe Blutkörperchen, wovon bisweilen einzelne sich in Kalilösung wieder ausdehnen. b. Von den kleineren der elliptischen und von den verschrumpften Blutkörperchen finden sich alle Uebergänge zu theils goldgelben und braunen bis schwarzen, theils blaßgelben bis farblosen runden oder unregelmäßigen Körpern von der verschiedensten Größe bis herab zum Durchmesser eines Pigmentkorns. In den größeren derselben ist nicht selten noch ein Kern sichtbar. c. Endlich finden sich Zellen, welche die eben erwähnten farbigen Bestandtheile einschließen, darunter also vorerst Zellen, welche unveränderte oder nicht viel veränderte Blutkörperchen einschließen. Völlig unveränderte elliptische Blutkörperchen findet man im Ganzen nicht so sehr häufig in Zellen eingeschlossen, jedoch häufig genug, um nicht an ihrem Vorkommen zweifeln zu können; häufiger sind die Blutkörperchen rundlich und dabei meist lebhaft gelb gefärbt, bisweilen aber ist nur der Kern mit Hämatin getrübt und die Zelle blaß. Ferner

[1]) L. c. T. V. Fig. 3. 4.

Digitized by Google

finden sich Zellen, welche die unter b. geschilderten Bestandtheile einschließen und eine continuirliche Reihe von blutkörperchenhaltigen Zellen bis zu Pigmentzellen bilden. Die relative Menge dieser einzelnen Bestandtheile ist sehr verschieden, indem bald die farbigen, bald die farblosen überwiegen, womit eine dunklere oder hellere Färbung der Milz zusammenfällt. Die farbigen Bestandtheile finden sich theils innerhalb der Blutgefäße, theils, in Haufen von verschiedener Größe, die man nur für Extravasate halten kann, durch die ganze Milz zerstreut. Nicht selten erkennt man diese Extravasate schon mit bloßem Auge als schwärzliche oder bräunliche Punkte im rothen Milzparenchym. Mit den beschriebenen mikroskopischen Bestandtheilen stimmen die, welche ich in der Milz von Testudo und Chelonia, von Lacerta, Pseudopus und Coluber fand, vollkommen überein.

D. Fische.

Die Milz der Fische, die verhältnißmäßig sehr voluminös, meist brüchig und von dunkler Farbe ist, besitzt ebenfalls ein Balkennetz, das bei den Plagiostomen organische Muskelfasern enthält, und Gefäßscheiden. Was die Milzbläschen betrifft, so beschreibt Bardeleben [1]) bei Knochenfischen rundliche, weißliche Räume, welche durchsichtiger sind als die übrige Substanz, und rundliche Körperchen von circa $^1/_{1000}{}^{mm}$ enthalten; bei Petronyzon marinus beschreibt und zeichnet er rundliche hohle Kugeln oder Läppchen von ungefähr $^1/_{16}{}'''$ im Durchmesser, deren Umrisse aber nicht deutlich waren und die in ziemlich concentrischer Anordnung kleine Körnchen enthielten. Schaffner [2]) will bei mehreren Knochenfischen ebenfalls Milzbläschen gefunden haben und bildet sie in mehrfacher Verbindung mit Lymphgefäßen ab; auch hier sollen sie wie bei den nackten Amphibien Zellen mit Blutkörpern, mit kleinen gelben Körnern ꝛc. enthalten. Nach meinen Beobachtungen existiren bei den Knochenfischen keine Milzbläschen, und offenbar haben sowohl Bardeleben als Schaffner die nachher zu erwähnenden Extravasate für Milzbläschen und der Letztere die Arterien für Lymphgefäße gehalten. Bei den Plagiostomen habe ich ebenfalls keine gesehen, kann jedoch ihre Abwesenheit nicht mit derselben Bestimmtheit behaupten, wie bei Knochenfischen. Lampreten standen mir hier nicht zu Gebot. In der Milz vieler Knochenfische (sehr deutlich z. B. bei Tinca) zeigen sich kleine Punkte zerstreut von bald purpurrother, bald brauner oder schwärzlicher, bald gelber oder grauweißer Farbe. Diese Punkte von circa $0{,}062^{mm}$ sind rundliche oder ovale, ziemlich dickwandige Kapseln [3]), welche auf den Arterien aufsitzen und von ihren Häuten zum Theil gebildet werden, aber mit dem Lumen derselben in keiner nachweisbaren Verbindung stehen. Die dunkeln Punkte, die schon Heusinger aufgefallen waren, sind Kapseln, welche nebst Blutkörperchen gelbe, braune und schwarze Körner und Zellen mit solchen enthalten; die hellen enthalten nebst wenigen gefärbten Körnern eine farblose körnige Masse. Die Anzahl dieser Kapseln ist oft so bedeutend, daß die Arterien ganz damit besetzt erscheinen. In einem ganz auffallenden Grade ist dies bei Uranoscopus scaber der Fall; ich fand hier öfters die Milz rogenähnlich aus lauter derben, dicht aneinan-

[1]) L. c. p. 8. T. I. [2]) L. c.

[3]) Am wenigsten dickwandig sind die purpurrothen Kapseln, die fast nur Blutkörperchen enthalten.

Digitized by Google

derliegenden Kugeln oder Blasen zusammengesetzt, die, wie die genauere Untersuchung zeigte, alle mit den Arterien in Verbindung standen. Die meisten saßen mit breiter Basis auf, einzelne hingen an Stielen an den Arterien, und endlich fanden sich sogar ganz freie Kapseln mit derber faseriger Hülle und einem goldgelben Klumpen als Inhalt. Diese Kapseln enthielten theils noch Blutkörperchen, theils gelbe, braune und selbst schwärzliche Körner mit Klumpen, feinkörnige Masse und Concremente von concentrischer Schichtung mit gelbem Kern, die sich bisweilen auch in der Milz anderer Knochenfische finden. Wofür sind nun diese Kapseln der Milz der Knochenfische, die Kölliker zuerst erwähnt hat, zu halten? Das Verhältniß derselben zu den Arterienscheiden ist dem der Milzbläschen zu diesen sehr ähnlich, beide sind von Ausbuchtungen der äußersten Hülle der Arterien gebildet und es lag daher die Annahme, daß dies ebenfalls Milzbläschen seien, sehr nahe. Schaffner hat dieselben auch wirklich dafür genommen und die darin enthaltenen Blutkörperchen für neugebildete und die übrigen Bestandtheile für Entwickelungsformen dieser gehalten. Ich kann dieselben, mit Kölliker, nur für Extravasate unter der Arterienscheide, für falsche Aneurysmen der Arterien halten. Es spricht für diese Deutung sowohl die leicht zu constatirende Thatsache, daß dieselben Kapseln mit demselben Inhalt sich auch in der Leber und Niere finden, als die vollkommene Uebereinstimmung der mikroskopischen Bestandtheile mit denen anderer entschiedener Extravasate, z. B. unter dem Bauchfell. Was die an Stielen befindlichen und die freien Kapseln bei Uranoscopus betrifft, so sind dies ohne Zweifel aneurysmatische Säcke kleinerer Arterienästchen, welche die letzteren zur Obliteration und zum Schwinden gebracht haben, wonach sie sich ablösten. Diese Extravasate in der Milz der Knochenfische muß man meiner Ansicht nach für regelmäßige, wenn auch dem Begriff nach pathologische Erscheinungen halten; daß sie aber durch weitere Degeneration, so wie durch übergroße Menge, wirklich pathologisch werden, d. h. auf die Functionen des Organs störend wirken können, ist nicht zu bezweifeln und eine Milz, die bis zu dem Grade verändert ist, wie es oben vom Uranoscopus beschrieben wurde, ist kaum mehr normal zu nennen, obgleich sich diese Veränderung in der Hälfte aller untersuchten Exemplare fand. Daß diese falschen Aneurysmen sich nicht bei allen Knochenfischen finden, ist schon erwähnt. Die Bestandtheile derselben finden sich aber bei allen und auch bei den Plagiostomen in der Pulpe zerstreut.

2. Physiologie.

Nachdem so lange umsonst versucht worden, durch Vivisectionen das Räthsel der Milz zu lösen, scheint das Mikroskop und die chemische Waage uns dieser Lösung näher zu bringen. Ich will die früheren über die Function der Milz aufgestellten Theorien hier nicht weiter berücksichtigen; die mikroskopischen Bestandtheile, die im Obigen beschrieben wurden, lassen nur zweierlei Deutungen zu und beschränken daher für jetzt die möglichen Theorien auf zwei. Entweder haben sie Bezug auf eine Neubildung von Blutkörperchen oder aber auf eine Rückbildung derselben. Die letztere Deutung haben Kölliker und ich versucht. Dieselben Formen, die wir in Blutextravasaten gefunden, in welchem das Blut allmälig ganz oder bis auf kleine Reste verschwindet, während eigenthümliche Veränderungen der Blutkörperchen stattfinden, zeigten sich auch in der Milz und es war daher nahe liegend, die Formen auch so zu deuten. Daß in Blutextravasaten Zellen vorkommen,

Digitized by Google

welche Blutkörperchen einschließen, ist zuerst von Hasse und Kölliker[1]) im verwundeten Gehirn einer Taube beobachtet worden. Dieselben Formen habe ich später[2]) sehr schön in Blutergüssen im menschlichen Gehirn gesehen und mich, was den genannten Beobachtern noch nicht so gelungen war, von der wirklichen Zellennatur dieser Körper überzeugt. Dieselben Formen habe ich seitdem wiederholt in Blutergüssen des Gehirns, der Lunge und Schilddrüse in aneurysmatischen Säcken beim Pferd, im abfallenden Schwanze der Froschlarven gesehen, und Kölliker[3]) theilt in einer neueren Notiz ebenfalls mit, daß er sie in Blutergüssen des Gehirns, der Lunge, der Schilddrüse und der Lymphdrüsen beobachtet habe. Ganz dieselben, Blutkörperchen haltenden Zellen haben Kölliker und ich in der Milz und zwar bei allen Wirbelthierclassen gesehen und beschrieben, und sie sind seitdem von vielen Beobachtern gesehen, wenn auch nicht immer gleich gedeutet worden. Nur Virchow[4]) läugnet die Existenz dieser Zellen gänzlich und betrachtet sie als präexistirende, später mit Hämatin infiltrirte Zellen, die der Milz also als mit Hämatin infiltrirte Parenchymzellen. Dagegen können sich allerdings, meint er, Blutkörperchen unter sich oder mit anderen Körpern zu Haufen zusammenballen, und man sehe oft am Rande des Haufens eine farblose Substanz erscheinen, die nicht selten wie eine Zellenmembran die Körper umschließe, eine Zellenmembran aber sei es nie. Virchow leugnet also, wo er die Zellennatur der genannten Körper nicht leugnen kann, daß das Enthaltene Blutkörper sind, und wo er die letzteren anerkennen muß, hält er das Ganze nicht für eine Zelle. Dessenungeachtet kommt aber Beides zusammen vor und Virchow wird, wenn er die Milz fleißiger durchforscht und namentlich auch die der Amphibien, bei denen eine Verwechselung der Blutkörperchen mit durch Hämatin infiltrirten Kernen nicht wohl möglich ist, untersucht hat, zugeben müssen, daß es da Zellen giebt, welche Blutkörperchen einschließen. Daß unter gewissen Umständen eine Infiltration von Zellen mit Hämatin stattfinde, leugne ich damit nicht, ich habe mich selbst davon überzeugt, allein gewiß ist dies kein so gewöhnlicher Vorgang; das ergossene Blut wird in der Mehrzahl der Fälle alsbald durch Resorption flüssiger Bestandtheile concentrirter, und es sind hier grade die entgegengesetzten Bedingungen von denen, die zu einem Ausziehen des Hämatins nöthig wären, vorhanden. Wie bilden sich nun aber diese blutkörperchenhaltigen Zellen? Ohne Zweifel auf die Weise, daß sich Blutkörperchen mit anderen Bestandtheilen vermittelst gerinnenden Plasmas zu einem Häufchen zusammenballen, das sich später mit einer Membran umgiebt; die Veranlassung hiezu ist in den meisten Fällen ein präexistenter oder aber neugebildeter Kern, um den sich die genannten Bestandtheile anlegen; möglicherweise kann sich aber auch erst secundär ein Kern bilden. Absolut nöthig zur Bildung der Zellen scheint derselbe nicht zu sein, denn ich habe Zellen mit Blutkörperchen gesehen, welche keinen Kern enthielten. Virchow und Gerlach[5]) glauben auch aus theoretischen Gründen gegen diese Art von Zellenbildung remonstriren zu müssen, ich sehe nicht ein, mit welchem Rechte. Für die Zellenbildung läßt sich unmöglich jetzt noch eine allgemeine Norm aufstellen, es ist dieselbe ein chemisch-morphologischer Act, der auf sehr verschiedene Weise zu Stande kommen kann und wohl im-

[1]) Zeitschrift für rationelle Medicin, Band IV. S. 9.
[2]) Ibid. Band VI. 87.
[3]) Zeitschrift für wissensch. Zoologie. I. 261.
[4]) Archiv für pathol. Anat. und Physiologie I. Band. S. 286. 452 ꝛc.
[5]) Ll. cc.

Digitized by Google

mer zu Stande kommt, wenn in einer Flüssigkeit von einer gewissen chemischen Constitution Centra vorhanden sind, um die eine solche Bildung stattfinden kann.

Nebst diesen blutkörperchenhaltigen Zellen giebt es in Extravasaten und ebenso in der Milz Zellen, welche gelbe, braune, schwärzliche und farblose Körnchen von der entschiedensten Größe enthalten, und eben dieselben Körnchen finden sich auch frei oder bloß zu Häufchen verbunden. Sie gehen alle aus Blutkörperchen hervor, die sich auf gleiche Weise verändern, sie mögen in Zellen enthalten sein oder nicht. Diese Veränderungen sind zweierlei; sie schrumpfen theils zu kleinen, platten, scharfbegränzten, saturirt gelben bis braunen Körnchen ein, die eine immer größere Widerstandsfähigkeit gegen Reagentien zeigen und, wie Virchow richtig angiebt, durch Kali bisweilen aufquellen und das Ansehen gefranzter Blutkörperchen annehmen. Die Blutkörperchen der Fische und Amphibien werden dabei rundlich und ihr Kern unsichtbar. Nebstdem aber beobachtet man auch, wie ich früher[1]) nachgewiesen, bei Extravasaten in der Schilddrüse, häufig ein wirkliches Zerfallen der Blutkörperchen in einzelne kleine Körnchen, theils gefärbte, theils farblose. Das erstere leugnet Virchow und behauptet, nur diejenigen Blutkörperchen, welche ihr Hämatin ganz abgegeben, zerfielen auf diese Weise. Ich muß, auch nach neueren Beobachtungen, bei meiner früheren Ansicht verbleiben. Diese verschrumpften und zerfallenen Blutkörperchen bilden nun die erwähnten gelben, braunen, schwärzlichen oder farblosen, Reagentien widerstehenden Körnchen, welche theils frei, theils zu Häufchen zusammengeballt, theils in Zellen enthalten sind. Die Veränderungen der Blutkörperchen sind also dieselben in wie außerhalb der Zellen, und die Zellenbildung ist somit ein zufällig hinzukommender, aber kein für das Zustandekommen dieser Rückbildung nothwendiger Act. Daß diese Veränderungen einen Rückbildungsproceß darstellen, daß das Blut, indem sich seine Körperchen auf die beschriebene Weise verändern, allmälig einen kleineren Raum einnimmt und endlich verschwindet, das ist in Extravasaten, z. B. in denen der Schilddrüse, deutlich zu verfolgen. Aus der vollkommenen Uebereinstimmung der Formbestandtheile in der Milz, mit den so eben beschriebenen schlossen Kölliker und ich, daß in der Milz das Blut ähnliche Veränderungen erleidet wie in Extravasaten, daß nämlich in der Milz zahlreiche Blutkörperchen außer Circulation gesetzt werden und zu Grunde gehen. Ueber das weitere Schicksal derselben konnten und können nur Vermuthungen aufgestellt werden; die einzig wahrscheinliche scheint mir die, daß sie zur endlichen Ausscheidung in die Leber geführt werden; allein es hört hier der Boden der Thatsachen auf und ich will nicht länger dabei verweilen.

Eine andere Deutung der beschriebenen Formbestandtheile der Milz, bei welcher aber durchaus nicht alle eine Erklärung finden, ist der von uns versuchten gerade entgegengesetzt. Hiernach haben sie Bezug auf eine Neubildung von Blut, und die Zellen mit Blutkörperchen sind Mutterzellen, in welchen sich Blutkörperchen entwickeln. Daß die Blutkörperchen in Zellen entstehen, ist eine Ansicht, die, seitdem man die Bedeutung der Zellen kennen gelernt hat, schon zu verschiedenen Malen aufgetaucht ist. Reichert[2])

---

[1]) Zeitschrift für rationelle Medicin. VI. 87.

[2]) Das Entwickelungsleben im Wirbelthierreich. Berlin 1840. S. 24. 26. 52. 53. 190.

Digitized by Google

ſchloß bekanntlich aus dem regen Zellenleben in der embryonalen Leber des Froſchs und Hühnchens, namentlich aus der Häufigkeit der Bildung junger Zellengenerationen in Mutterzellen, ohne daß dabei die Leber ſich vergrößert, und aus der Aehnlichkeit der jungen endogenen Zellen mit den erſten Blutkörperchen auf eine Erzeugung von Blutkörperchen in Zellen, und fand darin die Hauptbeſtimmung der embryonalen Leber. Vollkommen ausgebildete und gefärbte Blutkörperchen in Zellen beſchreibt er übrigens meines Wiſſens nirgends. E. H. Weber[1]) findet es auch wahrſcheinlich, daß ſich Blutkörperchen in Leberzellen bilden und zwar in den Epitheliumzellen der Gallenkanälchen und aus Dotterkörnchen, welche zur Zeit der Dotteraufnahme von dieſen Zellen reſorbirt werden. Wirkliche Blutkörperchen ſah aber auch Weber nie in Zellen eingeſchloſſen. Remak[2]) dagegen fand Zellen, welche einen rothgelben glatten Körper einſchloſſen, im Blut von Pferden und Kaninchen, denen er ſtarke Blutentziehungen gemacht hatte, ungefähr am 12. Tage darnach, während ſich in den erſten Tagen auffallend viel farbloſe Blutkörperchen gezeigt hatten. Aehnliche Zellen mit 1—3 rothgelben Körpern ſah er auch in der Milchpulpe des Kalbes; er getraut ſich aber nicht, dieſe rothgelben Körper mit Beſtimmtheit für Blutkörper zu erklären, namentlich deswegen, weil gegen die Entſtehung dieſer aus einem Kern des Bläschens der Umſtand ſpreche, daß ſie im Embryo ſelbſt kernhaltig ſind. Barry[3]) hat ohne Zweifel ähnliche Formen geſehen, da er ſagt, daß die Blutkörperchen ſchon innerhalb der Mutterzellen, in welchen ſie ſich entwickeln, ſich zu röthen anfangen ſollen. Gulliver[4]) beſchreibt röthliche Lymphzellen aus dem Pferdeblut, in welchen 1—6 Blutkörperchen eingeſchloſſen ſind; und Aehnliches ſah, wie es ſcheint, Horn[5]), der die Lymphkörperchen Entwickelungszellen des Bluts nennt, weil ſie bisweilen Blutkörperchen einſchließen. Die letztgenannten Beobachter ſchließen aus dieſen Formen alle mit mehr oder weniger Beſtimmtheit auf eine endogene Bildung der Blutkörperchen, und ebenſo ſtatuirt auch Köſslin[6]), weil er blutkörperchenhaltige Zellen in der Lunge gefunden, eine Neubildung von Blutkörperchen in dieſem Organ. Gerlach[7]) und Schaffner[8]), welche, durch Kölliker's und meine Beobachtungen veranlaßt, die Milz in neueſter Zeit auch zum Gegenſtande ihrer Unterſuchung gemacht haben, erklären nun die blutkörperchenhaltigen Zellen, welche wir in dieſem Organe nachgewieſen und auf oben erwähnte Weiſe gedeutet haben, ebenfalls für Mutterzellen und erklären die Milz für die Bildungsſtätte der Blutkörperchen während des Extrauterinlebens, ſowie die Leber es während des Intrauterinlebens ſei, eine Anſicht, die in der Hauptſache mit der von Hewſon[9]) zuſammenfällt.

Ich habe ſeit dem Bekanntwerden dieſer Beobachtungen den ganzen Gegenſtand von Neuem vorgenommen und dabei ſoviel wie möglich meine frühere Anſicht abzuſtreifen geſucht, um die Sache, wie es deren Wichtigkeit erfordert, vorurtheilsfrei als eine neue zu erforſchen.

Was nun 1) die Zellen, welche Blutkörperchen enthalten,

---

[1]) Zeitſchrift für rationelle Medicin. IV. 165.
[2]) Diagnoſt. und path. Unterſ. Berlin 1845. S. 100. 117.
[3]) Lond., Dublin and Edinb. philos. magazine. Vol. XXII. 1843. S. 170.
[4]) Ibid. vol. XXI. 1842. S. 170. Fig. 2B. (von einem an Phlebitis geſtorbenen Pferde).
[5]) Das Leben des Blutes. Würzburg 1842.
[6]) Archiv für phyſiol. Heilkunde. VIII. S. 144. Fig. 4—6.
[7]) L. c. [8]) L. c. [9]) Experimental inquiries. III. 132.

betrifft, so ist klar, daß man von Blutkörperchen, welche in Zellen eingeschlossen sind, mit eben demselben Rechte annehmen kann, daß sie darin gebildet als daß sie secundär von denselben umschlossen wurden. Um hier eine Entscheidung geben zu können, ist es nöthig, einmal den Entwickelungsgang dieser Zellen zu verfolgen und dann die Verhältnisse, unter welchen sich solche Zellen an andren Orten als der Milz bilden, zu erforschen. Gerlach führt als eine der wichtigsten Stützen für seine Ansicht die Beobachtung an, daß in der Leber von Embryonen (in der Milz nie) sich dieselben blutkörperchenhaltigen Zellen finden, welche später beim Erwachsenen (soll heißen Geborenen) in der Milz vorkommen und ebenso bedeutende Größedifferenzen der Blutkörperchen, wie sie später in der Milz sich zeigen. Ich habe bis jetzt bei einem 6monatlichen menschlichen und bei einigen Schafembryonen in der Leber Zellen gefunden, welche Blutkörperchen enthielten und denen der Milz vollkommen glichen; bei mehrern andern Embryonen fand ich aber durchaus nichts dergleichen. In der Leber des Hühnchens sah ich zwei Mal am 13. und 20. Tag der Bebrütung Zellen, welche nebst kleinen gelben Körpern elliptische, gelbe, platte, Blutkörperchen ganz gleiche Körper enthielten. Daß aus einem, keinenfalls ganz gewöhnlichen, Vorkommen von einzelnen Zellen mit Blutkörperchen in der Leber auf eine endogene Entstehung der letzteren in diesem Organ geschlossen werden könne, bezweifle ich schon deshalb, weil die Häufigkeit der von Kölliker näher beschriebenen jungen Formen der Blutkörperchen damit in gar keinem Verhältniß steht. Sollten nicht solche Zellen ihre Entstehung kleinen Extravasaten verdanken, die gewiß in dem weichen Gewebe der embryonalen Leber mit größter Leichtigkeit entstehen? Kölliker hat, wie er mir mittheilte, ganz ebensolche Zellen auch im Gehirn eines Hühnerembryo gefunden. Daß sie sich übrigens, wie Gerlach angiebt, in der embryonalen Milz nie finden, ist unrichtig; ich habe in derselben wohl eben so häufig als in der Leber u. a. bei einem 12wöchentlichen und einem 6monatlichen und einem 6½ Zoll langen Rindsembryo sehr deutliche Zellen mit Blutkörperchen und in nicht geringer Menge gesehen.

Allein nicht nur in der Milz und Leber finden sich Zellen mit Blutkörperchen, sondern überhaupt an allen Orten, wo Blutergüsse stattgefunden haben. Man hat sie gefunden in Blutergüssen des Gehirns, der Schilddrüse, Lunge, der Lymphdrüsen, in aneurysmatischen Säcken, in kleinen Extravasaten der Leber, Niere und des Bauchfells bei Fischen, in dem schwindenden Schwanze der Froschlarven ꝛc. Soll man nun annehmen, in allen diesen Extravasaten finde eine Neubildung von Blut statt, an Orten, wo das Blut außer Circulation tritt und augenscheinlich unter Entfärbung allmälig verschwindet? Eine solche Annahme würde auch dem entschiedensten Vertheidiger der Neubildungstheorie schwer fallen.

Was nun die Entwickelung der bluttörperchenhaltigen Zellen betrifft, so haben wir oben gesehen, daß manche derselben nebst den Blutkörperchen auch farblose, gelbe, braune und selbst schwärzliche Körnchen von verschiedener Größe und Form einschließen und daß es auch Zellen giebt, welche bloß solche Körner ohne Blutkörperchen enthalten. Kölliker und ich betrachteten diese Zellen als aus den blutkörperchenhaltigen hervorgegangen, unsre Gegner lassen sie in diese übergehen. Die Möglichkeit eines solchen Ueberganges muß natürlich anerkannt werden, wenigstens für einen Theil dieser Zellen, nämlich diejenigen, welche farblose, Fettkörnchen ähnliche oder blaßgelbe Körnchen enthalten, wie man sie z. B. in den Milzbläschen mancher Thiere findet: auf der andren Seite halte ich es aber für nicht zu gewagt, die Möglichkeit

Digitized by Google

des Uebergangs der dunkelgelben, braunen, selbst schwärzlichen Körnchen und Klumpen in Blutkörperchen absolut zu läugnen. Ein Pigmentkörnchen ist gewiß nicht eine Entwickelungsstufe eines Froschblutkörperchens, und doch finden sich oft beide zusammen in einer Zelle [1]). Bedenkt man ferner, daß diese Körnchen, welche in Blutkörperchen übergehn sollen, sich eben so oft frei als in Zellen finden (in welchem Falle die Vertheidiger der Neubildung der Blutkörperchen sie als abortiv geborne Blutkörperchen betrachten müßten), daß sich sehr häufig Klumpen von Blutkörperchen, gelben Körnern, Kernen und feinkörniger Masse ohne umhüllende Membran finden, daß sich endlich alle diese Formen auch in Extravasaten finden, so wird man zugeben müssen, daß der von Kölliker und mir geschilderte Entwickelungsgang der blutkörperchenhaltigen Zellen bis jetzt der wahrscheinlichere ist.

2) Einen zweiten Grund für ihre Ansicht finden die Vertheidiger der endogenen Bildung der Blutkörperchen in der Milz in der Beschaffenheit der Blutkörperchen überhaupt und derer der Milz insbesondere. Aus der Kernlosigkeit der Blutkörperchen schließt nämlich Gerlach auf ihre endogene Entstehung. Die kernhaltigen Blutkörperchen der niederen Wirbelthiere konnten ihm hiebei keine Verlegenheit bereiten, da er sie gänzlich ignorirt und bloß die des Schafs betrachtet. Aber auch bei den höheren Wirbelthieren hat derselbe die Schwäche dieses Grundes wohl gefühlt, da die freien Blutkörperchen der embryonalen Leber, die ja in diesem Organe endogen entstehen sollen, bekanntlich kernhaltig sind. Diese Kernhaltigkeit muß daher erklärt werden, und dies geschieht in folgender Weise: die kernhaltigen Blutkörperchen sind, entweder die ersten, d. h. die zugleich mit der Bildung des Herzens, der Gefäße ꝛc. aus embryonalen Zellen entstandenen Blutkörperchen, die nun ihre Zellennatur auch noch später beibehalten, oder aber sie sind endogen gebildet und verdanken ihre Zellennatur dem im Embryo sehr lebhaften Zellenbildungsprozeß, kraft dessen sich die endogen gebildeten kernartigen Blutkörperchen, nachdem sie frei geworden, mit einer Zellhülle umgeben, welcher sie den Farbstoff mittheilen. Für das Letztere fehlt aber durchaus jeder Nachweis, und was die erstere Erklärung betrifft, so stimmt damit der Umstand sehr schlecht überein, daß man kernhaltige Blutkörperchen noch beim dreimonatlichen Embryo und selbst später findet, während doch gerade Gerlach an anderen Stellen seines Aufsatzes einer raschen Auflösung der Blutkörperchen durch abwechselnde Wirkung von Kohlensäure und Sauerstoff, eine Wirkung, die, wenn sie überhaupt stattfindet, auch im Embryo nicht ganz fehlen kann, das Wort redet. Daß überdies die kernlosen Blutkörperchen beim Embryo der Säugethiere aus kernhaltigen Zellen entstehen, hat Kölliker [2]) auf's Deutlichste nachgewiesen und auch für die erwachsenen Thiere eine solche Entstehung wenigstens wahrscheinlich gemacht. Von demselben Entwickelungsgang hatte sich Nasse [3]) schon früher bei den niedern Wirbelthieren überzeugt. Eine doppelte Entstehungsweise der Blutkörperchen ist aber wohl nicht anzunehmen, wenigstens nicht eher als bis für die endogene Erzeugung derselben bessere Beweise beigebracht sind.

Die bedeutende Größenverschiedenheit der Blutkörperchen in der Milz, auf die ich in meiner ersten Mittheilung über diesen Gegenstand [4]) aufmerk-

---

[1]) S. R. Wagner, Icones physiol. Tab.
[2]) Zeitschrift für rationelle Medizin. IV. 116.
[3]) Dieses Handwörterbuch I. 195. II. 393.
[4]) Zeitschrift für rat. Medizin VI.

Digitized by Google

sam gemacht habe, wird auch als eine Unterstützung der Ansicht von der endogenen Bildung der Blutkörperchen in der Milz angeführt. Die kleinen schwerlöslichen Blutkörperchen sollen junge, neugebildete sein. Allein eben solche kleine schwerlösliche Blutkörperchen bilden einen gewöhnlichen Bestandtheil von Extravasaten, in denen doch wohl Niemand an eine Neubildung von Blut denken wird. Es ist damit auch nicht wohl zusammenzureimen, daß die Blutkörperchen der Milzlymphe, die doch nach dieser Ansicht junge sein müßten, fast durchgängig in Wasser sehr leicht löslich sind.

3) Sehr wichtig ist es nun, den Ort zu bestimmen, an welchem die Zellen mit Blutkörperchen, mit gelben Körnern ꝛc. sich bilden. Wenn wir bedenken, daß alle diese Formen sich auch in Extravasaten finden, so ist es von vorneherein wahrscheinlich, daß ihre Bildung in der Milz ebenfalls in kleinen Extravasaten vor sich geht, die bei der Beschaffenheit der feinen Milzgefäße wohl mit der größten Leichtigkeit entstehen werden. Wirklich sieht man auch in der menschlichen Milz und besonders in der Pferdemilz häufig kleine Blutpunkte in der Pulpe und findet dann namentlich an diesen Stellen die in Rede stehenden Formbestandtheile. Mehrmals sah ich in vergrößerten blutreichen Milzen dieselben in außerordentlich großer Menge. Namentlich sieht man aber in der Milz, Niere, Leber, dem Bauchfell der Fische, daß sie sich in kleinen Extravasaten bilden. Ich glaube daher annehmen zu können, daß die beschriebenen Umwandlungen der Blutkörper in Extravasaten, wenn auch nur in kleinen mikroskopischen, vor sich gehen. Es ist bekannt und Henle[1]) hat es besonders hervorgehoben, wie außerordentlich häufig kleine capilläre, nur mikroskopisch erkennbare apoplektische Herde in normalen Organen und bei normaler Blutmischung vorkommen, und wo sollten sie leichter entstehen können, als in der Milz, diesem blutreichen Organ, in dem die Ausbreitungen der feinsten Gefäße nur eine weiche Masse, die Pulpe, darstellen? Ich halte daher diese Extravase mit Henle für dem Begriff nach pathologisch, factisch aber regelmäßige Erscheinungen. Daß die Zellen mit Blutkörperchen oder die daraus hervorgehenden Formen sich auch innerhalb der Blutgefäße finden — Kölliker fand sie in den Blutgefäßen der Milz und Leber bei Amphibien, ich im Milzvenenblut verschiedener Säugethiere, Meckel[2]) in einem Fall von Milzvergrößerung im ganzen Gefäßsystem — spricht wohl nicht gegen diese Ansicht, da bei einer Continuitätstrennung der feinen Gefäßchen ein Uebergang in die Venen wohl denkbar ist. Schwieriger dagegen scheint mir das Vorkommen dieser Formen in den Milzbläschen zu erklären, und es haben die Vertheidiger der Neubildungstheorie dieses Vorkommen innerhalb der, nach ihrer Ansicht mit den Lymphgefäßen in Verbindung stehenden, Bläschen als ein wichtiges Argument für ihre Behauptung bezeichnet. Fände diese Verbindung wirklich Statt, so ließe sich leicht erklären, wie diese Bestandtheile aus der Pulpe dahin gelangen, denn es ist bekannt, daß bei Blutextravasaten die Lymphgefäße sehr häufig Blut aufnehmen, und daß überhaupt auch ohnedies oft genug Formbestandtheile aus dem Blutgefäßsystem in die Saugadern übergehen[3]). Allein es ist, wie wir oben gesehen, dieser Zusammenhang der Bläschen mit den Lymphgefäßen bis jetzt nicht er-

[1]) Rationelle Pathologie II. 577.
[2]) Allgem. Zeitschrift für Psychiatrie IV. 3.
[3]) Mascagni., vasor. lymphat. corp. hum. histor. iconogr. Senis. 1787. 21. — Ich selbst habe kürzlich bei einer Fractur der Fußknochen, wobei nach einigen Tagen die Amputation gemacht wurde, alle Lymphgefäße des Unterschenkels mit Blut gefüllt gefunden.

Digitized by Google

wiesen, und es ist daher das Vorkommen der blutkörperchenhaltigen Zellen ꝛc. in den Bläschen, besonders da keine Blutgefäße in das Innere dieser gelangen, allerdings auffallend.

4) Wenn die blutkörperchenhaltigen Zellen zur Neubildung von Blut bestimmt sind, so müssen sie voraussichtlich zu der Zeit am zahlreichsten sein, in welcher die Neubildung von Blut besonders lebhaft vorsichgeht, also einmal kurz nach dem Uebergang des Chylus in das Blut und in Fällen, in welchen ein rascher Blutersatz stattfinden muß, also nach beträchtlichen Blutverlusten. Die erstere Voraussetzung hat sich bis jetzt nicht bestätigt. Die Versuche von Landis [1]) haben ergeben, daß ein bestimmtes Verhältniß zwischen dem Acte der Chylification und der Bildung der blutkörperchenhaltigen Zellen, wenigstens beim Kaninchen nicht bestehe. Ebensowenig ergaben einige Versuche an Katzen, die ich anstellte, einen bestimmten Zusammenhang. Bei mehreren während der Chylification getödteten Thieren fehlten die blutkörperchenhaltigen Zellen, ebenso bei zweien, die 8 Tage gehungert hatten; von 3 Katzen, welche 5 Tage gehungert hatten, zeigte die Milz der einen außerordentlich zahlreiche Zellen mit Blutkörperchen und namentlich enthielten die Milzbläschen deren viele, bei der zweiten waren nur wenige solche Zellen vorhanden, bei der dritten fehlten sie ganz. Was den Einfluß von Blutentziehungen auf die Bildung dieser Zellen betrifft, so habe ich bei Kaninchen dieselben darnach nicht nur nicht in größerer, sondern in geringerer Menge gefunden als gewöhnlich. Bei Fröschen entzog ich beträchtliche Mengen Blut und untersuchte in den darauf folgenden Tagen die Milz. Immer zeigten sich verhältnißmäßig viel farblose (Parenchym-) Kerne und Zellen, wenig Blutkörperchen und sonstige farbige Bestandtheile, namentlich keine Zellen mit Blutkörperchen. Diese Versuche widersprechen einigermaßen den oben erwähnten von Remak, in denen nach Blutentziehungen an Pferden ungefähr am 10—12ten Tag sich im Blute bei Zusatz von Wasser einzelne Bläschen zeigten, die statt eines Kerns einen röthlichen, runden, glatten Körper, fast so groß, wie ein Blutkörperchen enthielten. Zugegeben auch, daß dies Blutkörperchen waren, was aus der Beschreibung nicht mit Bestimmtheit erhellt, so frägt es sich sehr, ob es neugebildete sind und ob sie aus der Milz kommen. Im Pferdeblut finden sich häufig blutkörperchenhaltige Zellen und vielleicht aus demselben Grunde, der dasselbe so geneigt zur Speckhautbildung macht. Die Blutkörperchen kleben leicht zusammen und umgeben sich wohl um so leichter mit gerinnendem Plasma. Ich habe ohne alle vorausgegangene Blutentziehungen solche Zellen in ziemlicher Menge auch im Milzvenenblut (s. oben) gefunden. Möglich, daß nach Blutentziehungen die Zunahme der Faserstoffmenge ihre Bildung begünstigt.

Daß die von Kölliker und mir beschriebenen Formbestandtheile der Milz nicht mit einer Neubildung von Blut in Beziehung stehen, sondern mit einer Rückbildung, scheint mir aus den Vorhergehenden mit ziemlicher Sicherheit hervorzugehen. Daß aber überhaupt in der Milz keine Neubildung von Blutkörperchen, auch nicht in anderer als endogener Weise stattfinde, das beweisen die Untersuchungen von Béclard, die darthun, daß das Milzvenenblut constant am ärmsten an Blutkörperchen ist. Diesen Untersuchungen gegenüber können wohl pathologische Fälle, wie die von Virchow beschriebenen von sog. weißem Blut, in denen bei vorhandenen Milztumoren die Menge der farblosen Blutkörperchen vermehrt, die der farbigen vermin-

[1]) Beiträge zur Lehre über die Verrichtungen der Milz. Zürich. 1847. 8.

Digitized by Google

dert war, nicht als genügende Beweise für eine in der Milz stattfindende Neubildung von Blut angesehen werden. Ich muß also bei meiner früher ausgesprochenen Ansicht stehen bleiben, daß die Milz das Organ ist, in welchem eine große Anzahl von Blutkörperchen ihr normales Ende erreicht, daß die Umwandlungen, welche die allmälige Auflösung derselben zum Zweck haben, in Extravasaten, wenn auch nur in kleinen, vor sich gehen. Diese Vermuthung habe ich oben ausgesprochen; die Beschaffenheit der feinern Milzgefäße begünstigt die Entstehung solcher in hohem Maße. Ohne Zweifel kommen sie zu Stande unter dem Einflusse einer Erschlaffung der Muskulatur, welche eine stärkere Blutanfüllung der Milz zur Folge hat. Ueber die Zeit, zu welcher dies stattfindet, darüber besitzen wir bis jetzt nur die Erfahrungen von Dobson, nach denen die Milz ihr größtes Volumen 5 Stunden nach der Mahlzeit erreicht. Wie viel Zeit aber zur Umwandlung des ergossenen Blutes nothwendig ist, davon haben wir gar keine Kenntniß. Ueber das endliche Schicksal der Reste der Blutkörperchen kann ich nur die früher ausgesprochenen Vermuthung wiederholen, daß sie zur Ausscheidung in die Leber gelangen.

Daß die Ergebnisse der neueren Forschungen über die Milz schon jetzt manches Licht auch auf pathologische Erscheinungen werfen, ist nicht zu verkennen. Ich will beispielsweise nur aufmerksam machen auf die Aufklärung, welche die Erscheinungen der Intermittens durch den Nachweis der Contractilität der Milz erhalten. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß ein lähmungsartiger Zustand der Milz im Froststadium des Wechselfiebers vorhanden ist, in Folge dessen sich dieselbe mit Blut anfüllt, selbst bis zu dem Grade, daß eine Ruptur des Organs stattfindet. Die rasche Verkleinerung der Milz, wie sie namentlich Piorry und Bally beobachteten, hat nichts Auffallendes mehr, seit wir wissen, daß die Milz ein contractiles Organ ist. Versuche müssen zeigen, ob das Chinin wirklich die Eigenschaft hat, diese Contractionen zu erregen.

V. Hirnanhang.

Es ist bekannt, daß die älteren Anatomen dieses räthselhafte Organ eine Drüse nannten (welcher Begriff in früherer Zeit ein rein anatomischer war) und ihm bald die Function zuschrieben, Flüssigkeiten aus dem großen Gehirn aufzunehmen und fortzuleiten, bald sie selbst solche zu verschiedenen und mannigfaltigen Zwecken absondern ließen [1]). Späterhin strich man dieses Organ aus der Reihe der Drüsen, theils, weil man keinen Ausführungsgang finden konnte, theils auch aus andern, minder triftigen Gründen, und betrachtete es als einen integrirenden Theil des Centralnervensystems. Gall [2]) hielt es geradezu für ein Gehirnganglion, Carus [3]) bezeichnet es als Endganglion des Kopftheils vom Sympathicus und hält es für das obere Analogon des Steißbeinganglions, während Burdach [4]) und Andere

[1]) Die älteren Angaben über Bau und Function des Hirnanhangs findet man gesammelt bei Haller Elem. physiol. IV. 60. Burdach vom Bau und Leben des Gehirns II. S. 328. — Engel, über den Gehirnanhang und den Trichter. Wien 1839. Seite 35.

[2]) Anat. und Physiol. des Nervensystems. Paris 1810. I. B. 2. Abthlg. S. 629.

[3]) Versuch einer Darstellung des Nervensystems Leipzig. 1814. 141. [4]) l. c. S. 100.

Digitized by Google

nach ihm darin eine weitere Entwickelung und das Ende des grauen Kerns des Rückenmarks sehen. Rathke [1]) hat zuerst wieder aus Daten der Entwickelungsgeschichte wahrscheinlich zu machen gesucht, daß der Hirnanhang eine Drüse sei, da er gar nicht aus dem animalen Blatt entstehe, sondern aus dem vegetativen, aus dem Darmrohr, als eine Ausstülpung der Rachenhöhle, die sich später von dieser abschnüre. Reichert hat aber dieser Angabe widersprochen und die Glandula pituitaria für den Rest des vordern Endes der Chorda dorsalis erklärt [2]), und in neuester Zeit hat Rathke [3]) die Angabe, daß der Hirnanhang aus einer Aussackung der Mundhaut entstehe, selbst zurückgenommen; sie entstehe zwischen der genannten Aussackung, die später wieder verschwinde, und der Belegungsmasse der Rückensaite.

Der Entwickelungsgang mag aber nun sein, welcher er will, so liefert jedenfalls die mikroskopische Untersuchung den entschiedensten Beweis, daß der Hirnanhang, und zwar da, wo er einfach ist, der ganze, wo er aus zwei Lappen besteht, der eine Lappen, eine Drüse ist und zwar eine Blutgefäßdrüse, und ich halte mich daher vollkommen berechtigt, ihn unter diesen aufzuzählen.

Der Hirnanhang findet sich, wie dies schon den ältern Anatomen bekannt war, bei allen vier Wirbelthierclassen, in verschiedenen Graden von Entwickelung.

1) Beim Menschen und den Säugethieren. Beim Menschen ist derselbe im Verhältniß zum Gehirn am kleinsten, bei den Säugethieren relativ viel größer, und unter diesen wieder am größten bei den Wiederkäuern, wie folgende Tabelle von Schneider [4]) über das Verhältniß zum Gehirn zeigt.

Wiederkäuer	=	1 : 75	— 121.
Pferd	=	1 : 352	
Schwein	=	1 : 480	
Raubthiere	=	1 : 723	— 960.
Mensch	=	1 : 2304	

Immer besteht der Hirnanhang aus zwei Lappen, einem größeren vorderen von röthlicher oder röthlichgelber Farbe und einem kleineren, hinten und oben an diesem gelegenen, weißen, graulichen oder graulichweißen Lappen. Nur der vordere enthält die Elemente einer Blutdrüse. Der ganze Lappen ist nämlich von einem sehr gefäßreichen Bindegewebestroma durchzogen, welches ein ziemlich regelmäßiges Netz bildet. In den Maschen dieses Netzes liegen rundliche oder ovale, vollkommen geschlossene Blasen von 0,030 — 0,090^{mm} und darüber, welche aus einer structurlosen Haut bestehen [5]) und ein feinkörniges Plasma, in dem kernartige Körper eingelagert sind, enthalten. Die feinen Körner sind theils in Kali löslich, theils fettiger Natur, die Kerne, die in ziemlich regelmäßiger Weise in diese Körnermasse eingesenkt sind, messen zwischen 0,005 und 0,007^{mm}, sind blaß, werden aber durch Wasser körnig und schließen häufig glänzende Nucleoli ein. Beim Menschen sind die Kerne bisweilen von Schalen der feinkörnigen Substanz und selbst von wirklichen Zellen umgeben. Bei älteren Leuten sah ich einige Male vollkommen colloidähnliche Massen in den Blasen enthalten. Sowohl das äußere Ansehen

[1]) Müller's Archiv. 1838. 482. — Entwickelungsgeschichte der Natter. S. 81. 182.
[2]) Entwickelungsleben. S. 32. 179.
[3]) Ueber die Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig. 1848. S. 29. Tab. II. Fig. 4. c.
[4]) De catarrhis. [5]) Die besonders nach Anwendung von Kalilösung oder Ammoniak sehr deutlich wird.

Digitized by Google

dieser Drüse, als der Inhalt der Blasen zeigt eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit mit der Rindensubstanz der Nebennieren.

Der hintere Lappen hat einen von dem des vorderen ganz abweichenden Bau und nichts mit einer Drüse gemein. Er enthält keine Spur von Drüsenblasen, sondern nur eine feinkörnige Masse mit theils rundlichen, theils länglichen Kernen, in welcher nebst zahlreichen feinen Blutgefäßen zarte varicöse Nervenfasern, die vom Trichter her eintreten, verlaufen. Man kann diese Substanz nicht unpassend mit der Marksubstanz der Nebennieren vergleichen. Mit dem Trichter hängen beide Lappen zusammen und es führt dieser denselben Blutgefäße und dem hinteren Lappen Nervenfasern zu.

2) Vögel. Bei den Vögeln besteht die Hypophysis ebenfalls aus zwei Lappen, die mehr über- als hintereinander liegen. Der untere größere, plattrundliche, graurothe ist die Blutgefäßdrüse und enthält die schönsten Drüsenblasen, die schon ohne alle Anwendung von chemischen Hülfsmitteln auf das Deutlichste sichtbar sind. Ihr Durchmesser beträgt 0,025—0,062^{mm}. Sie sind rund oder oval, sehr dünnwandig und enthalten eine feinkörnige Grundmasse, in welcher Kerne, welche meist deutliche Nucleoli enthalten, eingebettet sind. Der obere kleinere, weißliche Lappen hat die Gestalt eines Dreiecks oder eines Halbrings, dessen Concavität nach vorn sieht, und enthält, wie beim Menschen und den Säugethieren, eine feinkörnige Masse mit Kernen, Blutgefäße, bisweilen von einem schwachen Bindegewebestroma gestützt und varicöse Nervenfasern.

3) Reptilien. Nach Hannover[1]) besteht die Hypophysis beim Frosch aus einem vordern schmalen Theil, von welchem zwei Seitentheile aufsteigen, und einer hinteren ovalen, gelblichen Abtheilung. Die letztere ist die Blutdrüse; die Drüsenblasen sind aber ihrer großen Zartheit halber schwer zur Anschauung zu bringen. Etwas besser gelingt dies beim Landsalamander. Am deutlichsten aber sind die Blasen bei beschuppten Amphibien, z. B. bei Schlangen, zu sehen. Den Inhalt bilden theils Kerne, theils Zellen mit körnigem Inhalt, welche sehr denen der Nebennieren gleichen.

4. Fische. Die Hypophysis der Fische bildet, soviel ich bis jetzt gesehen, immer nur eine einzige[2]) röthlich-graue, sehr gefäßreiche Masse, welche im Verhältniß zum Gehirn, wenigstens bei den Knochenfischen, größer ist als bei allen anderen Wirbelthieren[3]). Sie ist durch ein bald kurzes, bald (z. B. bei Lophius piscatorius[4]) ausnehmend langes Infundibulum mit dem Gehirn verbunden. Der Bau der Drüse bei den Knochenfischen, die ich allein darauf untersuchte, ist eigenthümlich, sie besteht nämlich aus ziemlich dicken, jedoch sehr zartwandigen Kanälen, welche vielfach hin- und hergebogen, getheilt und mit aufsitzenden Follikeln versehen sind. Ob diese Kanäle alle in eine Centralhöhle münden, wie z. B. die Follikel der Thymus, konnte ich, da sie beim Versuch der Entwickelung außerordentlich leicht zerreißen, bis jetzt nicht entscheiden. Der Inhalt ist dem bei den übrigen Wirbelthieren ähnlich[5]).

---

[1]) Recherches microscopiques sur le Système nerveux. S. 26.

[2]) Hannover beschreibt zwei Lappen; ich vermuthe fast, daß er das Trigonum fissum für einen Lappen angesehen hat.

[3]) Sehr groß ist sie z. B. b. Pleuronectes, Cyclopterus.

[4]) Abgebildet bei Kuhl, Beitr. z. Zool. und vergl. Anat. Frankfurt 1820. Tab. II Fig. 1.

[5]) Dieser Bau war am deutlichsten beim Lachs. Es ist jedoch nöthig, an vollkommen frischen Exemplaren die Untersuchung zu machen.

Digitized by Google

Ich unterlaſſe es, einen Verſuch der Deutung dieſes räthſelhaften Organs und der Ermittelung ſeiner Function zu machen, da alle Anhaltspunkte fehlen und bekenne lieber meine völlige Unwiſſenheit in dieſer Beziehung.

VI. Blutgefäßdrüſen im Allgemeinen.

Hinſichtlich des Baues ſtimmen, wie wir oben geſehen, die Schilddrüſe, die Nebennieren und der Hirnanhang (reſp. der Drüſenlappen deſſelben) am meiſten überein. Alle dieſe Organe beſtehen der Hauptſache nach aus geſchloſſenen Blaſen, welche von einer ſtructurloſen, durch Anwendung von Alkalien deutlicher hervortretenden Membran gebildet, mit feinkörniger Maſſe, Kernen und Zellen gefüllt, von einem Gefäßnetz umſtrickt und in ein Bindegewebelager eingeſenkt ſind. Daß dieſe Blaſen ſelbſtſtändige Gebilde ſind und nicht bloße Lücken im Bindegewebeſtroma, das geht entſchieden daraus hervor, daß ſie 1) chemiſch ſich anders verhalten als dieſes, 2) daß man ſie vollkommen iſoliren kann, und 3) daß ſich manche derſelben (wie z. B. die Blaſen der Nebennieren der Fiſche) aus Zellen entwickeln. Reichert[1]) hat ſich von der Liebe zu ſeiner Bindegewebetheorie offenbar zu weit führen laſſen, wenn er dieſe leicht zu conſtatirenden Thatſachen ignorirt und die Drüſenblaſen bloß für Lücken im Bindegewebelager erklärt.

Die Thymus hat bei den höhern Wirbelthieren einen von dem der genannten Blutdrüſen abweichenden Bau. Jede Hälfte derſelben enthält nur eine Höhle, die aber mit vielen Seitenhöhlen verſehen iſt, und gleicht faſt vollkommen einer acinöſen Drüſe, deren Ausführungsgang verſchloſſen iſt. Die Drüſenmembran und das Gefäßnetz nebſt umgebenden Bindegewebe fehlen aber auch hier nicht, und der Inhalt entſpricht ganz dem der andern Blutdrüſen. Bei den niedern Wirbelthieren, ſchon bei den Vögeln anfangend, nähert ſich die Thymus in ihrem Bau mehr dem der Schilddrüſe, Hypophyſis und der Nebennieren, indem ſie hier ebenfalls in mehrere, ſelbſt viele Blaſen zerfällt.

Was die Milz betrifft, ſo iſt dies ein viel zuſammengeſetzteres Organ, das in ſeiner Totalität den Blutgefäßdrüſen nicht beigezählt werden kann. Nur ein Beſtandtheil derſelben, die Milzbläschen, haben eine gewiſſe Aehnlichkeit mit den Drüſenblaſen der Blutdrüſen; allein es ſind dies offenbar nicht die weſentlichſten Beſtandtheile der Milz, wie ſchon daraus hervorgeht, daß ſie bei manchen Amphibien und den Fiſchen fehlen. Zudem ſind die Milzbläschen im Bau nicht unweſentlich von den Drüſenblaſen unterſchieden, es fehlt ihnen ſowohl die Drüſenmembran als das umſpinnende Gefäßnetz und auch der Inhalt zeigt mancherlei Abweichungen von dem Inhalt jener.

Daß die angenommenen ſpeciellen Beziehungen der Schilddrüſe, Thymus und Nebennieren zu gewiſſen andern Organſyſtemen und deren Functionen auf unhaltbare Gründe baſirt ſind, glaube ich oben gezeigt zu haben. Die Function dieſer Organe und wohl ohne Zweifel auch der Hypophyſis beſteht in der Bildung eines Secrets aus dem Blute und Ueberlieferung deſſelben in die Blutmaſſe. Da ſowohl die Blaſen als die Gefäße abgeſchloſſen ſind, ſo können nur flüſſige Beſtandtheile aus erſteren

[1]) Müller's Archiv. 1847. Jahresbericht, S. 64.

in letztere übergehen und die feſten Formelemente des Drüſeninhalts haben daher wohl keine weitere Bedeutung, jedenfalls nicht die Beſtimmung, in Blutkörperchen umgewandelt zu werden, wie Hewſon von denen der Thymus annahm. Sie entſtehen und vergehen innerhalb der Blaſen und es iſt dieſes Entſtehen und Vergehen dieſer Formelemente gleichſam der plaſtiſche Ausdruck einer chemiſchen Umwandlung der enthaltenen Stoffe. Die ganze Thätigkeit dieſer Organe iſt daher auf das Blut gerichtet, ſie entziehen dem Blut Stoffe und geben ſie ihm verändert wieder zurück, heißen daher mit vollem Recht Blutdrüſen. Daraus aber, daß ihr Secret in das Blut aufgenommen wird, geht, wie mir ſcheint, mit Sicherheit hervor, daß daſſelbe nicht ſpeciellen, ſondern nur ganz allgemeinen Zwecken dienen kann. Welches ſind aber dieſe Zwecke, mit anderen Worten, welches iſt der Nutzen der Blutgefäßdrüſen? Ich habe früher [1]), namentlich geſtützt auf die Thatſache, daß das Secret der Blutdrüſen ſehr reich iſt an Proteinſubſtanzen und Fett, den eigentlichen Nährſtoffen, die Vermuthung aufgeſtellt, daß dieſes Secret gleichſam als ein concentrirtes Plasma, als eine Ernährungseſſenz zu betrachten ſei, die zur Zeit der Aufnahme neuer Stoffe in's Blut aus dieſem abgeſchieden und nachher allmälig wieder in dieſes aufgenommen und zur Ernährung verbraucht werde. Für die Thymus glaube ich auch jetzt noch dieſe Anſchauungsweiſe, die oben weiter ausgeführt iſt, feſthalten zu müſſen, als die für jetzt einzig mögliche; daß aber einem ſo kleinen Organe, wie der Hypophyſis, dieſelbe Function zugeſchrieben werden könne, muß ich ſelbſt bezweifeln. Der einzige Weg, auf dem eine Erkenntniß der Function dieſer Organe zu erlangen ſein dürfte, ſcheint mir die chemiſche Unterſuchung des aus- und eintretenden Blutes, und es iſt dies die Aufgabe, die zu allererſt gelöſt werden muß.

Daß die Milz vom anatomiſchen Standpunkte den Blutdrüſen nicht beigezählt werden kann, haben wir im Vorhergehenden gezeigt, eben ſo wenig kann dies in phyſiologiſcher Beziehung geſchehen. Wenn auch die Milzbläschen eine ähnliche Function haben wie die Blaſen der Blutgefäßdrüſen, was nicht unwahrſcheinlich iſt, ſo bilden dieſe jedenfalls nicht den Hauptbeſtandtheil und den weſentlichen der Milz. Die Vorgänge, die wir für die der Milz eigenthümlichen erklärt haben, gehen in der Pulpa vor ſich, und in keiner Blutgefäßdrüſe finden ſich die charakteriſtiſchen Beſtandtheile dieſer.

---

[1]) Der feinere Bau der Nebennieren S. 47.

Digitized by Google

Literatur.

I. Schilddrüſe. 1) Meckel, Abhandlungen aus der menſchlichen und vergleichenden Anatomie. Halle 1806. 8. 2) Bopp (präſ. Rapp), über die Schilddrüſe. Tübingen 1840. 8. 3) Dionysios Panagiotades und K. Wagner. Fror. Notizen. 1846 Nr. 871 und Diss. de glandulae thyreoid. struct. penitiori. Berolini. 1847. 4. 4) Simon on the comparative anatomy of the thyrioid gland. Philosophical transactions. 1844. p. II. S. 295. 5) Frerich's Göttinger Studien 1847. I. Abthl. S. 1. 6) Ecker, Zeitſchrift für rationelle Medizin. Bd. VI. S. 123. 7) Schaffner, ibid. Bd. VII. S. 340. 8) Maignien, Comptes rendus XVI. S. 1200.

II. Thymusdrüſe. 1) Hewson, experimental inquiries. Vol. III. ed. Falconar. London 1777. 2) Meckel, l. c. 3) Lucae, anat. Unterſuchungen der Thymus in Menſchen und Thieren 2 Hefte. Frkf. 1811. 12. 4. 4) Haustedt, thymi in homine ac per seriem animalium descript. anat. phys. Hafniae 1832. 8. Im Auszug bei Valentin's Entwicklungsgeſchichte S. 506. 5) A. Cooper, on the anatomy of the thymus gland. London 1832. 4. 6) J. Simon, a physiological essay on the thymus gland. London 1845. 4 7) Restelli, de thyme disq. anat.-phys. path. etc. Ticini Regii 1845. 4.

III. Nebennieren. 1) Nagel, diss. sistens renum succ. mammal. descr. anat. Berl. 1838 8. — Müller's Archiv. 1836. 365. 2) Bergmann, diss. de gland. suprarenalibus Götting. 1839. 8. 3) Ecker, der feinere Bau der Nebennieren. Braunſchweig 1846. 4.

IV. Milz. 1) Malpighi, de liene. in exercit. anat. de viscerum structura. opp. omn. Lugd. Batav. 1687. 4 S. 290. 2) F. Ruysch, epist. resp. ad J. J. Campdomercum, p. 6. u. tab. IV. Opp. omn. anat. med. chir Amstelodami 1721. 4. 3) Leeuwenhoek microsc. observ. on the structure of the spleen. Philos. trans. 1706. 4) Stukeley of the spleen, its description and history, uses and diseases etc London 1723. Fol. 5) Albinus, de liene. Annot. acad. Lib. VII. c. 14. 6) De la Sône, hist. anat. de la rate Mém. de l'acad. de Paris 1754. 7) Hewson, experimental inquiries. Vol. III. ed. Falconar. London 1777. 8. 8) Assolant, recherches sur la rate. Paris 1801. 9) Moreschi, del vero e primario uso della milza nell uomo e in tutti gli animali vertebrati. Milano 1803. 10) Everard Home's Arbeiten über die Milz, überſetzt in Reil's Archiv. Bd. 9 und 12. 11) Heuſinger, über den Bau und die Verrichtung der Milz. Thionville 1817. 8. 12) Tiedemann und Gmelin, Verſuche über die Wege, auf welchen Subſtanzen aus dem Magen und Darmkanal ins Blut gelangen, über die Verrichtung der Milz und die geheimen Harnwege. Heidelberg 1820. 8. 13) Dobson in Lond. med. and phys. journ. October 1830. — Froriep's Notizen. 1830. Bd. XXVIII. S. 325. 14) Joh. Müller in Archiv für anat. Phyſiol. ꝛc. 1834 und Phyſiologie. Bd. I. 15) Giesker, Splenologie. I. Abthl.: anat. phyſ. Unterſuchungen über die Milz. Zürich 1835. 8. 16) Marcus (ſ. Schulze), diss. de functione lienis. Greifswald 1838 17) Bourgery, Archives générales 1842. Juillet. p. 361. — Ann. des sciences nat. Avril 1843. XIX. 18) Evans, Lond. Edinb. and Dublin philos. magazine 1843. November. — Schmidt's Jahrbücher. Bd. XLIV. 20. 1844. 19) v. Heßling, Unterſuchung über die weißen Körperchen der menſchlichen Milz. Regensburg 1842. 8. 20) Spring mém. sur les corpuscules de la rate; in mém. de société roy. des sciences de Liége. T. I. p. 124. 21) Poelmann, mém. sur la structure et les fonctions de la rate; in annales et bulletin de la société de médecine de Gand. Décembre 1846. p. 225. 22) Ecker, über die Veränderungen, welche die Blutkörperchen in der Milz erleiden; Zeitſchrift für rationelle Medizin. Bd. VI. 1847. 23) Kölliker, über den Bau und die Verrichtungen der Milz; in den Mittheilungen der Zürcher naturforſchenden Geſellſchaft 1847. 24) Landis, Beiträge zur Lehre über die Verrichtungen der Milz. Zürich 1847. 8. 25) Kölliker, über die blutkörperchenhaltigen Zellen. Zeitſchrift für wiſſenſchaftliche Zoologie. I. 261. 26) Gerlach, über die blutkörperchenhaltigen Zellen der Milz. Zeitſchrift für rat. Medizin. Bd. VII. 1848. — Geweblehre, S. 218. — 27) Schaffner, Zeitſchrift für rat. Medizin. Bd. VII. 345. 28) Virchow, Archiv f. pathol. Anat. u. Phyſiol. ꝛc. Bd. I. S. 386, 452 ꝛc. 29) Béclard, comptes rendus. 3. Janvier 1848. — Gazette médicale. 1848. Nr. 4. 22. Janv. — Archives gén. de médecine. Octobre — Décembre 1848. 30) Rud. Wagner, Nachrichten von der G. A. Univerſität u. der kön. Geſellſch. der Wiſſenſchaften. Aug. 6 1849. Nr. 8. 31) Heinrich, die Krankheiten der Milz. Leipzig 1847.

V. Hirnanhang. 1) Haller, Elem. phys. IV. 60. 2) Burdach, vom Bau und Leben des Gehirns. II. 3) Engel, über den Hirnanhang und den Trichter. Wien 1839. 4. 4) Rathke, Müller's Archiv 1838. 482. — Entwickelungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839. 4. — Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848. S. 29. 4. 5) Reichert, das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich. Berlin 1840. S. 32, 179. 4. 6) Hannover, recherches microscopiques sur le système nerveux. Copenhague et Paris 1844.

VI. Blutgefäßdrüsen überhaupt. 1) Bardeleben, obs. microsc. de gland. ductu excretorio carentium structura etc. Berolin. 1841. 8. 2) Oesterlen, Beiträge zur Physiologie des gesunden und kranken Organismus. Jena 1843. 8. 3) Die Handbücher über allgemeine Anatomie von Henle, spezielle Anatomie von Huschke (Sömmering's Anat. V. Bd.), Zootomie von R. Wagner und Stannius [1].

---

[1]) Die beiden Hefte von Todd's Cyclopaedia, welche die Artikel: Spleen von Kölliker und suprarenal capsules von Frey enthalten, konnten, da sie mir zu spät zukamen, bei Abfassung dieses Artikels nicht mehr benutzt werden. Einige der wichtigeren Resultate, die im ersten Aufsatz enthalten sind, hat mir Kölliker theils mündlich, theils schriftlich mitgetheilt, und es ist ihrer oben am gehörigen Orte Erwähnung gethan. Anm. d. Verf.

Die im Artikel citirten Figuren in den Icones physiologicae beziehen sich auf neue bildliche Darstellungen, welche der Hr. Verfasser für die 2te Auflage dieses Kupferwerks übernommen hat, dessen erste Lieferung im Laufe des Jahres 1850 ausgegeben werden wird. Anm. d. Red.

Alexander Ecker.

Die vegetabilische Zelle.

Einleitende Bemerkungen.

Wird das Gewebe der Pflanzen mit Hülfe eines stark vergrößernden Mikroskopes untersucht, so erkennt man, daß dasselbe nicht, wie es dem bloßen oder dem von schwacher Vergrößerung unterstützten Auge erscheint, aus einer homogenen, von mehr oder weniger reichlichen Höhlungen unterbrochenen Substanz besteht, sondern aus kleinen, von einander trennbaren Theilen von bestimmter Form und Organisation (den Elementarorganen) zusammengesetzt ist.

Anmerk. So allgemein auch seit einigen Decennien in Hinsicht auf diesen Hauptsatz der vegetabilischen Anatomie die Uebereinstimmung der Phytotomen ist, so dauerte es doch lange Zeit, bis er zu allgemeiner Anerkennung gelangte. Es waren zwar schon die ersten Begründer der Pflanzenanatomie, Leeuwenhoek, Malpighi und Grew durch ihre Untersuchungen auf Erkennung und Unterscheidung der Elementarorgane als organisirter Theile geführt worden, allein es wurde das wahre Verhältniß das ganze 18te Jahrhundert hindurch wieder verkannt. Auf der einen Seite wurde von Ludwig und Böhmer nach Analogie mit dem thierischen Zellgewebe auch das pflanzliche Zellgewebe als eine Masse von unregelmäßig in einander gewobenen Fasern und Blättchen beschrieben, auf der andern Seite wurde von C. F. Wolfi (theoria generationis) die vegetabilische Substanz als eine homogene, von Lücken und Canälen unterbrochene Masse beschrieben, eine Ansicht, welche auch noch in den ersten Jahrzehenden unseres Jahrhunderts einen eifrigen Vertheidiger an Brisseau de Mirbel fand, und auch noch jetzt von demselben für die ersten Entwickelungsstufen der pflanzlichen Gewebe, wenn auch nicht für die späteren Stadien, geltend gemacht wird. Richtigere Ansichten wurden erst von den deutschen Phytotomen unseres Jahrhunderts (Sprengel, Bernhardi, Treviranus, Link, Rudolphi, Moldenhawer, Kieser) zur Geltung gebracht.

Die Grundform der pflanzlichen Elementarorgane ist die eines ringsum geschlossenen, kugligen oder in die Länge gezogenen, aus einer festen Membran bestehenden und eine tropfbare Flüssigkeit enthaltenden Bläschens (Schlauch, Utriculus). Bleibt dasselbe auch nach seiner vollen Ausbildung noch geschlossen, so wird es Zelle, cellula, genannt; tritt dagegen eine Reihe von linienförmig aneinander gereihten Schläuchen im Laufe ihrer Entwickelung in Folge von Resorption ihrer Querwände zu einer gegliederten, eine ununterbrochene Höhlung enthaltenden Röhre zusammen, so entsteht dadurch ein zusammengesetztes Elementarorgan, das Gefäß (Spiroide nach Link).

Anmerk. Die Zurückführung sämmtlicher Elementarorgane auf die Grundform des Schlauches gehört erst der neueren Zeit an. Die früheren Phytotomen, welche die gestreckten Zellen für lange Röhren hielten, verkannten ihre Analogie mit den kurzen Zellen, glaubten sie eher mit den Gefäßen vergleichen zu müssen und führten sie als ein besonderes anatomisches System unter verschiedenen Be-

Digitized by Google

nennungen (Fasern, lymphatische Gefäße u. s. w.) auf, worin ihnen noch Treviranus (Physiolog. I. 64) folgte, obgleich bereits Sprengel, Rudolphi, Link, Kieser dieselben als eine Modification der Zellen erkannt hatten. — Noch weit weniger wurden von den früheren Phytotomen die wahren Verhältnisse der Gefäße erkannt, und ich glaube der Erste gewesen zu sein (Abhandl. der Akademie zu München. I. 445. De structura palmarum §. 26 — 29), welcher ihre Entstehung aus Reihen geschlossener Zellen erkannte. Eine scharfe Trennung der Gefäße und Zellen läßt sich übrigens aus weiter unten zu erörternden Gründen nicht durchführen. — Ob auch die Milchsaftgefäße, welche übrigens nur bei einem verhältnißmäßig kleinen Theile der Pflanzen vorkommen und welche in anatomischer, wie in physiologischer Beziehung eine sehr untergeordnete Rolle spielen, auf analoge Weise aus Reihen von Zellen entstehen, oder ob dieselben als ein von den übrigen Elementarorganen wesentlich verschiedenes System zu betrachten sind, hierüber hat sich noch keine allgemein angenommene Ansicht festgestellt. Es wurde zwar von Unger (Annal. d. Wiener Museums. II. 11) das erstere behauptet, es ist aber mehr als zweifelhaft, ob seine Beobachtungen richtig sind, und es scheinen die Milchsaftgefäße als häutige Auskleidungen von Lücken, welche zwischen den Zellen auftreten, betrachtet werden zu müssen (vergl. Die Milchsaftgefäße, ihr Ursprung u. s. w. von einem Ungenannten. Bot. Zeit. 1846. 833).

Die Grundlage des Gewebes sämmtlicher Gewächse bilden die Zellen, indem auch bei den am höchsten entwickelten Pflanzen alle Organe in ihrem jugendlichen Zustande einzig und allein aus Zellen bestehen und erst bei weiterer Entwickelung die Gefäße auftreten. Bei den niedern Pflanzen (Pilzen, Algen, Flechten, Lebermoosen und Laubmoosen) verharren sämmtliche Elementarorgane auf der Organisation der Zelle.

Anmerk. Der Umstand, ob eine Pflanze bloß aus Zellen besteht, oder auch Gefäße besitzt, ist weder für die Systematik, noch für die Physiologie von der großen Wichtigkeit, welche ihm Decandolle beilegte, welcher ihn zur obersten Eintheilung des Pflanzenreiches in Zellenpflanzen und in Gefäßpflanzen benutzte, denn dieses Verhältniß geht mit der Gesammtorganisation der Pflanzen nicht parallel, indem es ebensowohl kryptogamische als phanerogamische Pflanzen mit und ohne Gefäße giebt.

I. Die anatomischen Verhältnisse der Zelle.

A. Form der Zellen.

Die Formen, unter welchen die Zellen auftreten, sind so mannigfach, daß eine specielle Betrachtung derselben einen weit größeren Raum erfordern würde, als ihr an diesem Orte gewidmet werden kann; ich beschränke mich daher auf wenige Bemerkungen.

Zunächst ist bei Betrachtung der Form der Zelle ins Auge zu fassen, daß sie von zwei Umständen abhängt. Einmal wird die Form der Zelle, wie die eines jeden organischen Körpers, von den ihr inwohnenden Bildungsgesetzen bestimmt; anderntheils kann aber die einzelne Zelle in der bei weitem größten Mehrzahl der Fälle diesen Bildungsgesetzen nicht ungestört folgen, weil sie einen Theil eines zusammengesetzten Gewebes bildet und bei ihrer engen Verbindung mit den an sie angränzenden Elementarorganen genöthigt ist, sich in die dadurch bedingten räumlichen Verhältnisse zu fügen und in Folge des Druckes, dem sie von Seiten der sie umgebenden Elementarorgane ausgesetzt ist, Formen anzunehmen, welche ihr bei ungehemmter freier Entwickelung fremd wären.

Als Grundform der Zelle, in welcher auch jede sich frei bildende Zelle zuerst auftritt, müssen wir die der Kugel betrachten. Wenn diese Form bei sehr jungen Zellen nicht selten in großer Regelmäßigkeit vorkommt, so ist

Digitized by Google

dieses doch bei der erwachsenen Zelle seltener der Fall. Das Zellenwachsthum ist nämlich in den meisten Fällen kein gleichförmiges, indem bald der eine Durchmesser verkürzt bleibt und die Zelle die Form eines abgeplatteten Ellipsoides annimmt, weit häufiger dagegen der eine Durchmesser sich mehr oder weniger verlängert und die Zelle in die Form des verlängerten Ellipsoides und bei stärkerer Streckung in die des Cylinders übergeht. Rundliche Formen finden wir mehr oder weniger regelmäßig entwickelt bei manchen niedern Algen, z. B. bei Protococcus, bei den Hefenpflänzchen, bei völlig oder beinahe völlig isolirten Zellen höherer Gewächse, wie bei den Sporen und Pollenkörnern, bei den kopfförmigen Enden mancher Pflanzenhaare u. s. w. Die cylindrische oder conisch sich zuspitzende Form ist ebenfalls in den niederen Ordnungen des Gewächsreiches, bei Haaren und dergleichen häufig.

Weist schon die häufig vorkommende Form des verlängerten Ellipsoids und noch mehr die Gestalt des Cylinders auf eine der Pflanzenzelle inwohnende Neigung zu ungleichförmigem Wachsthum hin, bei welchem sich ein Gegensatz zwischen der Längenachse und zwischen den Querachsen, zwischen dem obern und untern Ende und zwischen den Seitenflächen der Zelle ausspricht, so tritt uns in manchen andern Fällen noch eine größere Abweichung von der Grundgestalt darin entgegen, daß einzelne Stellen ein isolirtes Wachsthum zeigen, welches Veranlassung zu einer warzenförmigen Erhöhung und allmäligen Entwickelung derselben zu einem cylindrischen Fortsatze und somit zu einer Verästelung der Zelle giebt. Diese Erscheinung ist eine sehr häufige, sie zeigt sich z. B. bei der Bildung von Pollenröhren auf der Narbe, bei der Keimung der meisten Sporen, und im auffallendsten Grade bei manchen Algen. Bei diesen letzteren bilden häufig die am untern Ende der Zelle entstehenden Verästelungen einen Gegensatz zu dem oberen Ende der Zelle, indem sie die Function von Wurzelzasern versehen, z. B. bei Botrydium (Fig. 11), bei keimenden Conferven, während die aus dem obern Ende hervorsprossenden Ausackungen die Grundlage zu mannigfachen, zuweilen sehr regelmäßigen Verzweigungen der Pflanze liefern, z. B. bei Vaucheria, Bryopsis. Am ausgezeichnetsten zeigt sich diese Erscheinung bei einzelligen Algen, wie bei den eben genannten Gattungen; in den meisten Fällen ist dagegen dieser Verästelungsproceß mit Zellentheilung verbunden, wodurch die Erkennung desselben erschwert und die einzellige Pflanze in eine vielzellige verwandelt wird, z. B. bei Conferva glomerata (Tab. I. Fig. 1—6).

Fig. 11. Botrydium granulatum.

Weit geringere Formenunterschiede, als die frei sich entwickelnden Zellen, bieten diejenigen Zellen dar, welche mit anderen Zellen oder mit Gefäßschläuchen zu einem Gewebe verwachsen sind. Es kann zwar auch in diesem Falle, wenn eine Seite der Zelle an der Oberfläche der Pflanze oder in einer innern Lufthöhle derselben freiliegt, durch eine auf ungleichförmigem Wachsthume beruhende Wucherung einzelner Stellen eine größere Complication der Form entstehen, wie dieses bei mannigfachen Haarbildungen, bei den sternförmigen Zellen in den Lufthöhlen der Nymphäen (Fig. 12, s. folgende Seite) sichtbar ist, allein in den meisten Fällen ist ein solches ungleichförmiges Wachsthum der einzelnen Zellen schon durch die mechanischen Verhältnisse,

Digitized by Google

unter denen sie sich befinden, unmöglich geworden. Allgemeine Regel ist es, daß die zu einem Gewebe vereinigten Zellen, statt eine abgerundete Oberfläche zu besitzen, von einer größeren oder kleineren Anzahl ebener Flächen begränzt sind, indem diejenige Stelle einer Zelle, mittelst deren sie an eine andere Zelle angewachsen ist, sich abplattet und nur die freiliegenden Stellen der Zellwandung der ursprünglichen Neigung, sich abzurunden, folgen können. Die Form solcher Zellen hängt daher vorzugsweise von ihrer relativen Lage und von ihrer mehr oder weniger gedrängten Stellung ab, wobei dann weitere Modificationen ihrer Form davon abhängen, ob die Dimensionen der Zelle in den verschiedenen Richtungen nahezu die gleichen sind, oder ob eine Dimension bedeutend über die übrigen vorherrscht.

Fig. 12
Sternhaare aus dem Blattstiele von Nymphaea advena.

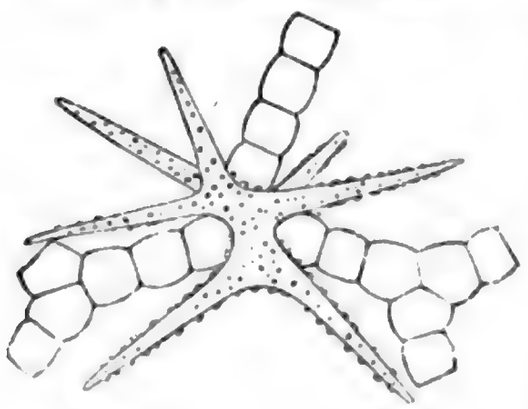
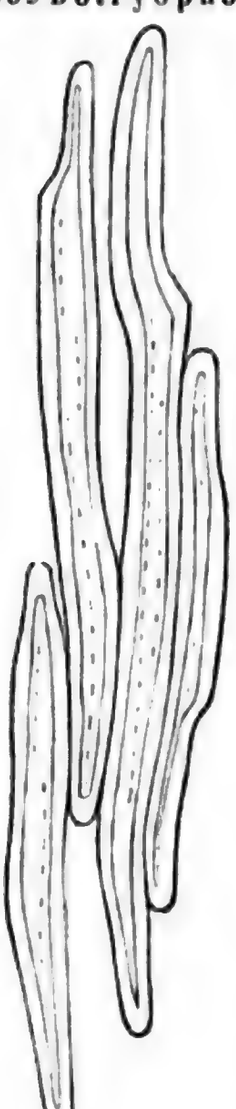


Fig. 13.
Bastzellen von Cocos botryophora.



Fassen wir zuerst das letztere Verhältniß ins Auge, so kann man, jedoch auf eine nichts weniger als scharfe Weise, die zu einem Gewebe vereinigten Zellen in kurze und in langgestreckte abtheilen.

Die kurzen, nach allen Dimensionen ziemlich gleichförmig ausgebildeten Zellen bilden die Grundlage des Gewebes aller höheren Pflanzen, indem sämmtliche Organe derselben in ihren ersten Entwickelungsperioden bloß aus denselben gebildet werden und auch bei der erwachsenen Pflanze Rinde und Mark des Stammes, so wie die weicheren Theile der Blätter und der Fructificationsorgane im Allgemeinen aus Zellen von dieser Form bestehen. Während der Entwickelung der einzelnen Organe bilden sich in dieser ihre Grundlage darstellenden zelligen Masse faserige Stränge, welche aus gestreckten Zellen und gewöhnlich auch aus Gefäßen, welche zwischen den gestreckten Zellen liegen, bestehen, in diesem Falle den Namen der Gefäßbündel erhalten und in ihrer Gesammtmasse das Holz der Pflanze darstellen. Die aus kurzen Zellen gebildete Masse, in welche die Gefäßbündel eingesenkt sind, wird im Gegensatze gegen die letzteren, mit dem Ausdrucke des Parenchyms bezeichnet.

Die gestreckten Zellen der Gefäßbündel (Fig. 13) unterscheiden sich von den kurzen Parenchymzellen in der Regel nicht nur durch ihre verlängerte, oft faserförmige Gestalt, sondern auch dadurch, daß sie an beiden Enden zugespitzt sind. Sie sind in diesem Falle nicht linienförmig aneinander gereiht, sondern es sind ihre zugespitzten Enden zwischen die Seitenflächen der höher und niedriger gelegenen Zellen ein-

Digitized by Google

geschoben, während die Parenchymzellen, wenn sie, wie gewöhnlich, in Linien geordnet sind, mit abgeplatteten Enden über einander stehen, ihre Höhlungen also durch rechtwinklig auf ihre Längenachse gerichtete Scheidewände von einander geschieden sind. Link gründete auf diese Verschiedenheit der Enden den Unterschied zwischen den Parenchymzellen und Prosenchymzellen, ein Unterschied, welcher wohl begründet ist, wenn man die extremen Formen vergleicht, welcher aber keineswegs durchgreifend ist, indem die mannigfachsten Uebergänge von Parenchymzellen mit mehr oder weniger schief gestellten Scheidewänden zu den ausgebildeten Prosenchymzellen vorkommen.

Bei manchen Thallophyten, namentlich bei vielen Pilzen (z. B. Boletus igniarius) und Flechten (z. B. bei Evernia), werden einzelne Partieen ihrer Substanz aus faserförmigen, oft unregelmäßig unter einander verfilzten Zellen (unregelmäßiges Zellgewebe nach Kieser) gebildet. Auch von dieser Zellenform giebt es allmälige Uebergänge zur Form der Parenchymzellen.

Die Form der Parenchymzellen steht in inniger Verbindung mit ihrer gegenseitigen Stellung.

Das einfachste Verhältniß bieten solche Zellen dar, welche in einfacher Reihe übereinander liegen, wie die Zellen der Conferven (Tab. I. Fig. 1), der gegliederten Haare u. s. w. Hier platten sich die Zellen an den Verbindungsstellen ab, während die Seitenwandungen ihre natürliche Krümmung beibehalten. Je nachdem diese eine cylindrische oder eine mehr der Kugelform sich annähernde Krümmung besitzen, erhält der ganze zellige Faden eine cylindrische oder rosenkranzförmige Gestalt.

Wenn parenchymatose Zellen in einer einfachen Schichte nebeneinander liegen, wie dieses bei den Blättern der meisten Moose und Jungermannien, bei der Epidermis der höheren Gewächse der Fall ist, so werden ihre Seitenflächen, mittelst deren sie unter einander verwachsen sind, abgeplattet, während die untere und obere freie Seite mehr oder weniger gewölbt ist, sich conisch verlängern (Fig. 14) oder auch völlig abplatten kann. Im Ganzen genommen zeigen solche Zellen die Form von mehreckigen Tafeln oder Prismen, deren Gestalt wieder Modificationen zeigt, je nachdem das Wachsthum der Zellen in der Richtung der Fläche, in der sie zusammengeordnet sind, ein gleichförmiges oder ungleichförmiges ist. Die Seitenflächen der tafelförmigen Zellen sind gewöhnlich vollkommen eben. Es kommt jedoch zuweilen vor, z. B. an den Antheren von Chara, an den Epidermiszellen vieler Blätter (Fig. 15, s. folgende Seite), daß die Seitenwandungen wellenförmig oder in scharfen Winkeln zickzackförmig gebogen sind.

Fig. 14. Epidermiszellen des Blumenblattes von Dianthus barbatus.

Weniger leicht ist die Form der Parenchymzellen zu bestimmen, wenn dieselben massenweise zusammengehäuft sind (Fig. 16, s. folgende Seite), wie dieses in der innern Substanz der Organe Regel ist, z. B. im Marke, in der Rinde u. s. w., indem hier jede Zelle auf allen Seiten von anderen Zellen umgeben ist und ebenso viele abgeplattete Flächen zeigt, als es Zellen sind, mit welchen sie in Verbindung steht. Kieser (Grundzüge der Anatomie der Pflanzen, §. 127) suchte nachzuweisen, daß unter diesen Umständen die Form der Zelle nothwendiger Weise die des Rhombendodekaeders sein müsse, da dieser Körper mit der wenigsten Masse des Umkreises den größ-

Digitized by Google

ten Raum einschließe, und daß ihre Form gewöhnlich die des in perpendicularer Richtung langgestreckten Rhombendodekaeders sei, da die Urform

Fig. 15.
Epidermis von der untern Seite des Blattes von Helleborus foetidus.

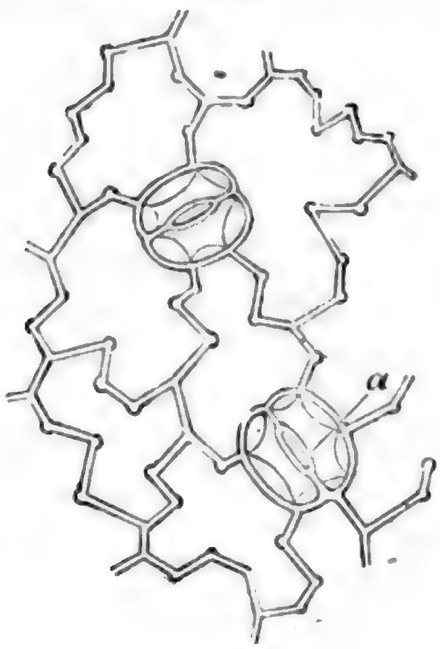
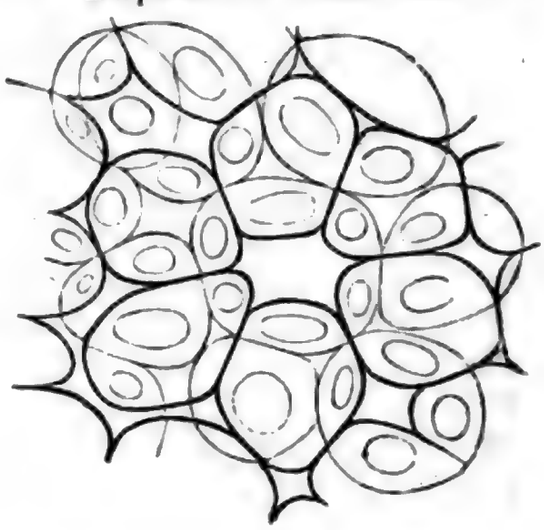


Fig. 16.
Parenchymzellen aus der Rinde von Euphorbia canariensis.



der Pflanzenzelle nicht die Kugel, sondern das Ellipsoid sei. Man kann theoretisch diesen Satz zugeben, wird sich aber wohl vergebliche Mühe geben, in der Natur die Form des Rhombendodekaeders an einer Zelle wirklich zu beobachten, indem beständig die neben einander liegenden Zellen viel zu ungleich an Größe sind, als daß sie je durch gegenseitigen Druck in die Form von regelmäßigen mathematischen Körpern gepreßt würden. Man findet deßhalb auf Durchschnitten durch ein parenchymatoses Gewebe die Zellen zwar von vieleckiger, aber von unregelmäßiger Form, und die Durchschnittsfläche der einzelnen Zellen mit einer sehr wechselnden Zahl von Seiten (etwa 5—8) versehen. Es ist daher passender, solche Zellen polyedrische, anstatt dodekaedrische zu nennen.

Es hängt von der mehr oder weniger gedrängten Stellung der Zellen ab, ob die ebenen Flächen derselben unter scharfen Kanten zusammenstoßen (Fig. 17), oder ob bei lockerer Zusammenhäufung der Zellen die Berührungsflächen derselben nur klein sind (Fig. 16) und zwischen denselben größere Theile der Zellenwandung außer Berührung mit den benachbarten Zellen bleiben. Gewöhnlich behalten in diesem Falle die freiliegenden Theile der Zellwandung ihre natürliche abgerundete Form bei, in einzelnen Fällen wächst aber der zunächst an eine ebene, mit einer fremden Zelle in Berührung stehende Stelle gränzende Theil der Zellwandung röhrenförmig aus, so daß, wenn sich mehrere solcher Fortsätze bilden, die Zelle ein sternförmiges Ansehen erhält. Sind in solchen Fällen die Zellen in einer Fläche zusammengeordnet, wie dieses in den Querwänden der Luftcanäle vieler Wasserpflanzen der Fall ist, so liegen auch alle Strahlen des Sternes in einer Fläche (Fig. 18, 19), wenn dagegen die Zellen massenweise zusammengehäuft sind, wie im Marke von Juncus effusus, so stehen die Strahlen nach allen Seiten hin von der Zelle ab. Weit häufiger, als solche regelmäßig verästelte Zellen, kommen Zellen von rundlicher

Digitized by Google

Form vor, welche nur an einer oder der andern Stelle einen kürzeren Vorsprung zeigen und deshalb von ziemlich unregelmäßiger Form sind; aus

Fig. 17.
Markzellen von Acanthus mollis.

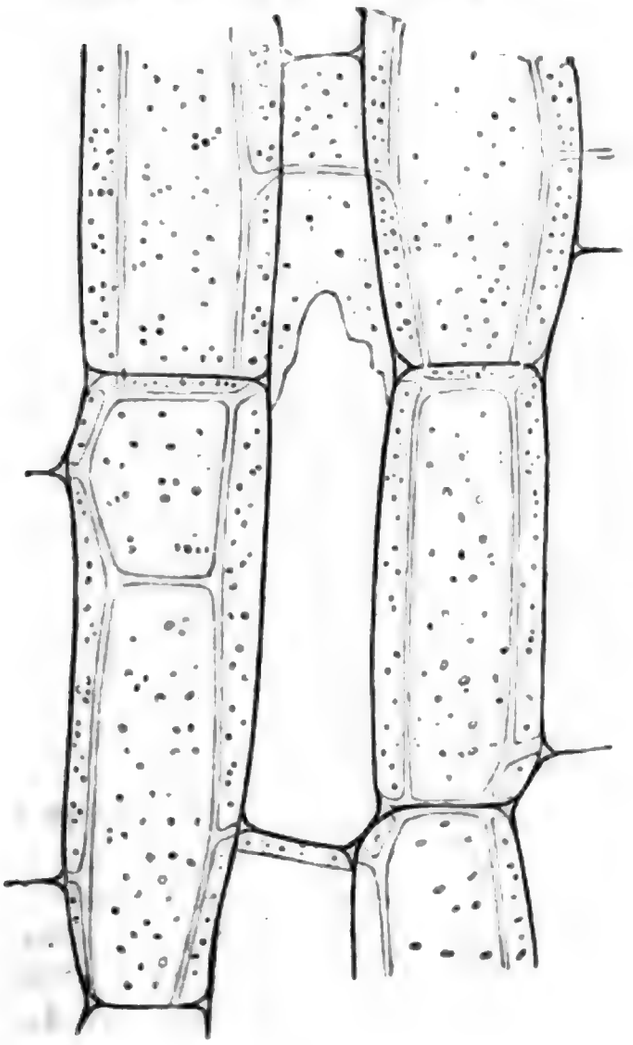


Fig. 18.
Sternförmiges Zellgewebe aus dem Blattstiele von Musa.

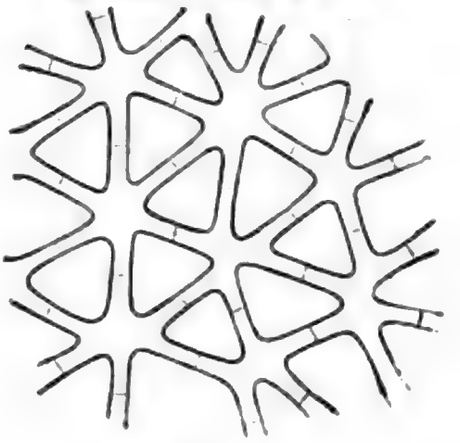


Fig. 19.
Scheidewand aus einem Luftcanale des Blattstieles von Sagittaria sagittifolia.

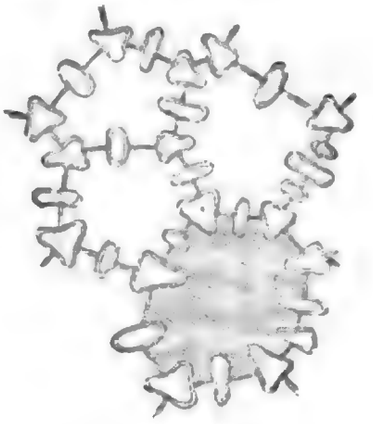
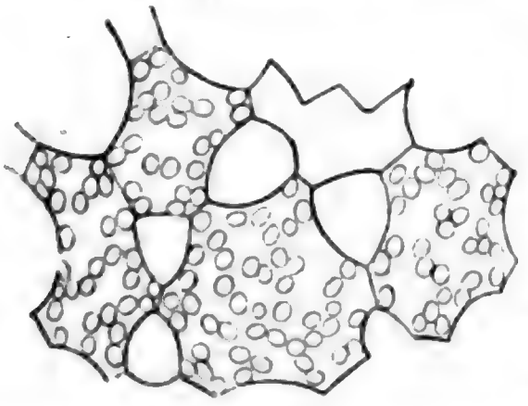


Fig. 20.
Parenchymzellen des Blattes von Orchis mascula.



solchen Zellen besteht bei der Mehrzahl der Pflanzen das Parenchym der unteren Blattseite (Fig. 20).

Anmerk. Einige Phytotomen haben nach der Form der Zellen eine größere Anzahl von Geweben unterschieden, die sie mit besonderen Namen bezeichneten, namentlich Hayne (Flora 1827. II. 601), Meyen (Phytotomie. 57., Physiologie I. 12) und Morren (Bullet. de l'Acad. de Bruxelles. Tom V. Nro. 3.). Die Eintheilung von Hayne, welche ganz unbeachtet blieb, kann ich wohl übergehen. Meyen unterschied: 1) Merenchym, aus sphärischen Zellen bestehendes Gewebe, dessen Zellen sich nur theilweise berühren; 2) Parenchym; 3) Prosenchym, hierunter verstand Meyen das Gewebe des Holzes der Coniferen; 4) Pleurenchym, mit diesem Ausdrucke bezeichnete er das Prosenchym der übrigen Phytotomen. Die Unterscheidung von Merenchym und Parenchym war überflüssig und läßt sich, da zu viele Uebergänge vorkommen, nicht durchführen; die Veränderung des hergebrachten Ausdruckes des Prosenchyms in Pleurenchym war völlig unpas-

Digitized by Google

send und wurde auch nicht angenommen. Auf eine jedes billige Maaß überschreitende Weise wäre dagegen der Wust der botanischen Terminologie durch Morren vermehrt worden, wenn man seine Eintheilung nicht unbeachtet bei Seite gelegt hätte, indem er das Parenchym allein in nicht weniger als acht Gewebe eintheilte, welche er Merenchyme, Conenchyme, Ovenchyme, Atractenchyme, Cylindrenchyme, Colpenchyme, Cladenchyme und Prismenchyme nannte. Alle solche weit getriebenen Abtheilungen des Zellgewebes sind völlig werthlos, weil keine genaue Verbindung zwischen Form und Function der Zelle existirt und häufig genug das gleiche Organ bei nahe verwandten Pflanzen aus Zellen von ziemlich abweichender Form gebildet ist.

B. Größe der Zelle.

So wichtig auch für manche specielle, besonders auf die Entwickelungsgeschichte sich beziehende Untersuchungen eine genaue Größenbestimmung einzelner Elementarorgane ist, so hat doch im Allgemeinen die Kenntniß von der Größe der Zellen nur einen sehr untergeordneten Werth, und dieses um so mehr, da nicht bloß die Zellen des gleichen Organs bei verschiedenen Pflanzen in Hinsicht auf ihre Größe außerordentlich große Verschiedenheiten zeigen, sondern auch die neben einander liegenden Zellen eines und desselben Organs in ihren Dimensionen nicht selten beträchtlich von einander abweichen. Von dem ersteren gewähren die Pollenkörner ein sehr auffallendes Beispiel; es besitzen dieselben zwar bei jeder Pflanzenart ziemlich constante Dimensionen, dagegen wechselt ihr Durchmesser von $^1/_{300}'''$ (z. B. bei Myosotis) bis zu $^1/_{15}'''$ und darüber (bei Cucurbita, Strelitzia u. s. w.). Die Zellen desselben Organs sind unter einander leicht um das Doppelte und Dreifache ihrer Größe verschieden.

Den Durchmesser der Parenchymzellen können wir im Allgemeinen etwa zu $^1/_{20}—^1/_{100}'''$ annehmen; er fällt dagegen in einzelnen Fällen (z. B bei den Sporen mancher Pilze, bei den Hefenzellen) auf weniger als $^1/_{300}'''$ herab und steigt in anderen Fällen, z. B. in saftigen Früchten, im Marke des Hollunders u. s. w., auf $^1/_{10}'''$ und darüber, so daß in solchen Fällen die einzelnen Zellen dem bloßen Auge wohl sichtbar sind, was im Allgemeinen nicht der Fall ist.

Mit dieser geringen Größe der Mehrzahl der Parenchymzellen bilden die Dimensionen vieler gestreckten Zellen einen auffallenden Contrast, indem zwar gewöhnlich der Querdurchmesser derselben beträchtlich kleiner als der Durchmesser der Parenchymzellen ist, dagegen die Längenausdehnung oft sehr beträchtlich ist. In Beziehung auf die Mehrzahl der gestreckten Zellen, namentlich die prosenchymatosen Zellen des Holzes und Bastes der meisten Pflanzen, würde man sich zwar sehr täuschen, wenn man aus der faserigen Structur dieser Organe auf eine bedeutende Länge der sie zusammensetzenden Zellen schließen würde, dagegen kommen doch auch Fälle vor, in welchen einzelne Zellen eine überraschend große Längenausdehnung zeigen. Die prosenchymatosen Zellen des Holzes zeigen im Allgemeinen nur eine Länge von $^1/_3—1$ Linie und überschreiten diese letztere Dimension nur selten; ungefähr gleiche Länge erreichen wohl im Allgemeinen die Bastzellen, doch kommen sie in einzelnen Fällen auch von weit bedeutenderer Länge vor, so fand ich sie in einer Palme (einer Species von Astrocaryum) $1''',6$ bis $2''',6$ lang. Um ein Beträchtliches länger, aber schwer zu messen, da man über Anfang und Ende einer Zelle häufig ungewiß ist, sind die Bastzellen von Flachs und Hanf. Eine sehr beträchtliche Länge zeigen ferner manche aus einfachen Zellen gebildete Haare, vorzugsweise die Baumwolle, deren längste Fäden aber doch 1—2 Zoll nicht über-

Digitized by Google

steigen. Am auffallendsten durch ihr starkes Längenwachsthum sind unter den Zellen der höheren Pflanzen die Pollenkörner, deren in die Griffel eindringenden fadenförmigen Auswüchse bei den mit langen Griffeln versehenen Pflanzen, wie Mirabilis longiflora, Cactus grandiflorus u. s. w., die Länge von 3 und mehr Zollen erreichen.

Die auffallendsten Beispiele von großen Zellen finden sich in der Familie der Algen, bei manchen einzelligen Pflanzen, wie bei Vaucheria, Bryopsis und vorzugsweise bei Chara, bei deren größeren Arten die großen, die Internodien des Stamms bildenden Zellen die Länge von mehreren Zollen und einen Durchmesser von $\frac{1}{3}'''$ und darüber erreichen.

C. Die Zellmembran.

a) Physikalische Eigenschaften.

Die Membran der Zellen besitzt in den meisten Fällen einen nicht unbedeutenden Grad von Starrheit und Härte. Es kommen jedoch in dieser Hinsicht zwischen den Zellen verschiedener Pflanzen und ihrer verschiedenen Organe die extremsten Unterschiede vor, so wie auch dieses Verhältniß in den verschiedenen Altersperioden derselben Zelle sich äußerst verschieden verhalten kann. Die Membran der jugendlichen Zellen, ferner die Zellen vieler niedern Gewächse, z. B. der meisten Algen, Pilze, Flechten, die Zellen fleischiger Blätter und Früchte sind sehr weich, während die Zellen mancher Hölzer, z. B. bei Palmen, Baumfarnen, die Zellen des Putamens vieler Früchte eine knochenartige Festigkeit zeigen, und endlich die Zellen der Epidermis von Equisetum und Calamus eine solche Härte besitzen, daß sie Metalle angreift und am Stahle Feuer giebt.

Alle Zellmembranen werden von Wasser leicht durchdrungen, wobei sie mehr oder weniger erweichen und aufquellen. Das Letztere tritt in einem um so höheren Grade ein, je jugendlicher und weicher die Zelle ist, ob aber, wie dieses Schleiden angiebt, die Membranen der in der ersten Entwickelungsperiode befindlichen Zellen sich in Wasser wirklich auflösen, ist mir mehr als zweifelhaft. In besonders hohem Grade tritt das Aufquellen bei manchen dickwandigen Zellen ein, welche im trockenen Zustande eine hornartige Beschaffenheit haben, wie bei Flechten, Fucoideen, bei gewissen unter der Epidermis krautartiger Pflanzen liegenden gallertartig weichen Zellen (den sogenannten Collenchymzellen). Bei den kurzen Parenchymzellen scheint in Hinsicht auf die Stärke des Aufquellens zwischen den verschiedenen Richtungen der Zelle keine bedeutende Verschiedenheit stattzufinden, bei den gestreckten Zellen des Bastes und Holzes findet dagegen die in Folge der Befeuchtung eintretende Anschwellung vorzugsweise in der Richtung der Breite, dagegen nur in sehr geringem Maaße in der Längenrichtung statt.

Die Zellmembran ist bei jugendlichen Zellen völlig farblos und durchsichtig, bei erwachsenen Zellen ist sie dagegen häufig mit gelben, rothen oder braunen Farbstoffen getränkt, wodurch in manchen Fällen ihre Durchsichtigkeit bedeutend beeinträchtigt wird. Sehr auffallend ist diese Veränderung beim Uebergange des Splintes in Kernholz, indem, ohne daß dabei die Dicke der Zellmembran wächst, bei manchen Bäumen, z. B. beim Ebenholze, bei Taxus, sich die weiße Farbe in eine mehr oder weniger dunkle

verwandelt, womit gewöhnlich auch eine weit bedeutendere Festigkeit und Unabhängigkeit vom Einflusse der Feuchtigkeit eintritt.

Anmerk. Es ist schwer begreiflich, wie einige Phytotomen (Link, Element. phil. bot. 1824. p. 366. Meyen, Physiol. I. 30) zu der Meinung kamen, die Zellen ziehen sich bei Befeuchtung in der Richtung ihrer Länge zusammen und dehnen sich beim Eintrocknen wieder aus, indem sich umgekehrt alle Zellen beim Befeuchten in jeder Richtung ausdehnen. Bei den langgestreckten Zellen des Holzes ist die Zusammenziehung in der Längenrichtung beim Austrocknen allerdings schwach, sie findet aber constant statt. Bei den dicotylen Holzarten beträgt die Zusammenziehung der Länge nach vom benetzten bis zum völlig lufttrockenen Zustande nur 0,072 bis 0,4 Procent, während die Zusammenziehung in der Richtung der Breite auf 4 bis 9 Procent steigt. Nach Schleiden's Versuchen dehnen sich die Bastzellen des Flachses bei Befeuchtung nur um 0,0005 bis 0,0006 aus, wobei er jedoch einen bedeutenden Irrthum bei dieser Bestimmung für möglich hält (Beiträge I. 69). Nach den Untersuchungen von Ernst Meyer dehnt sich der Manillahanf (Phormium?) bei Benetzung um $1/_{30}$ seiner Länge aus, während die Zunahme in die Breite $1/_{5}$ beträgt.

b) Structur.

Bei der Untersuchung eines Durchschnittes durch eine dickwandige Zelle (z. B. der Holzzellen von Clematis Vitalba, der Bastzellen der Palmen [Fig. 21], der dickwandigen Markzellen von Hoya carnosa [Fig. 22]) erkennt man bei stärkerer Vergrößerung, daß die Zellmembran nicht homogen ist, sondern aus mehreren über einander liegenden, die Zellhöhlung concentrisch umgebenden Schichten besteht.

Fig. 22.

Querschnitt durch eine dickwandige Markzelle von Hoya carnosa.

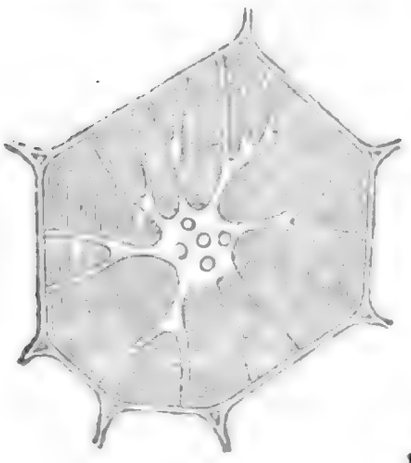
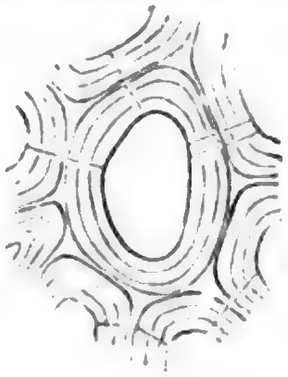


Fig. 21.

Querschnitt durch die Bastzellen von Cocos botryophora.



Bei Einwirkung einer Mineralsäure von gehörigem Concentrationsgrade schwillt die Membran auf, es tritt der blättrige Bau um sehr Vieles deutlicher hervor und es läßt sich eine größere Anzahl (oft bis auf 50) besonderer Schichten erkennen. Durch dieses Mittel läßt sich die blättrige Structur auch in solchen Fällen nachweisen, in welchen die unveränderte Membran völlig homogen erscheint, z. B. in den hornartigen Zellen des Albumens von Phytelephas. Gewöhnlich ist die Wandung der Zelle auf allen Seiten gleich dick, in diesem Falle laufen die Schichten ohne Unterbrechung rings um die Höhlung, und bilden vollständige in einander geschachtelte Zellen. In manchen Fällen (z. B. sehr häufig bei den Epidermiszellen [Fig. 23], bei den braunen Zellen, welche die Gefäßbündel der Farne umgeben) besitzen dagegen die verschiedenen Seiten der Zelle eine sehr verschiedene Dicke; in diesem Falle setzen sich die Schichten des dickeren Theiles der Wandung nicht auf die dünnen Seiten fort, sondern keilen sich allmälig aus.

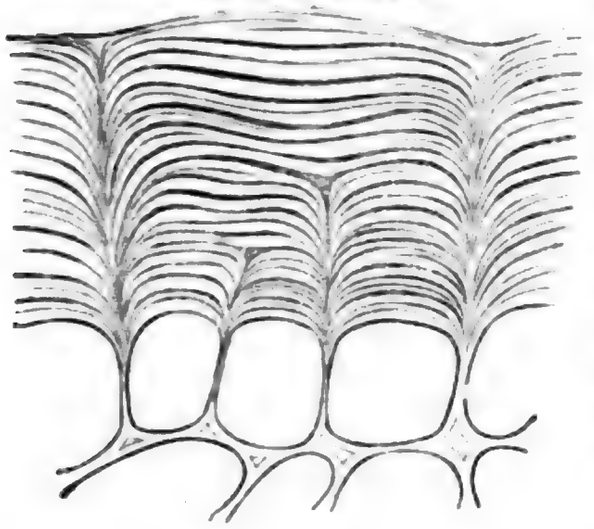
Schon dieses Verhältniß läßt mit großer Wahrscheinlichkeit darauf schließen, daß das Wachsthum der Zellmembran in die Dicke nicht darauf

Digitized by Google

beruht, daß die dünne Membran der jugendlichen Zelle durch Aufnahme neuen Membranenstoffs selbst in die Dicke wächst, sondern daß dasselbe auf einer periodenweise erfolgenden Ablagerung neuer Membranen auf die bereits ausgebildete Wandung begründet ist. Volle Bestätigung und nähere Kenntniß dieses Vorganges erhalten wir jedoch erst durch die im Folgenden angeführten Umstände.

Fig. 23.

Epidermiszellen des Stammes von Viscum album.



Die Wandung von jugendlichen, noch mit sehr dünnen Membranen versehenen Zellen zeigt sich vollkommen glatt und gleichförmig; untersucht man dagegen das Gewebe desselben Organs in einer späteren Periode, nachdem sich die Wandung seiner Zellen verdickt hat, so findet man beinahe ohne Ausnahme diese Wandungen mit einer größeren oder kleineren Anzahl porenähnlicher Punkte oder Spalten besetzt, welche man mit dem Ausdrucke der Tüpfel bezeichnet. Eine genauere Betrachtung des Querschnittes der Zellen (Fig. 21, 22) läßt erkennen, daß diese Tüpfel von Canälen gebildet sind, welche sich frei in die Zellhöhlung münden, dagegen durch die äußerste dünne Membran der Zelle abgeschlossen sind. Faßt man alle diese Umstände ins Auge, so erhellt auf eine unzweifelhafte Weise, daß die primäre Membran der Zelle durchaus geschlossen und nicht mit sichtbaren Poren versehen ist, daß die späteren Ablagerungen dagegen die Form von durchlöcherten Häuten haben und daß die Ablagerung dieser secundären Membranen in der Richtung von außen nach innen auf der innern Seite der primären Membran stattfindet.

Anmerk. Es hätte wohl keinen Werth mehr, eine historische Uebersicht über die Ansichten zu geben, welche vor dem Erscheinen meiner Schrift: Ueber die Poren des Pflanzenzellgewebes. 1828, über den Bau der Zellwandung und über die Tüpfel aufgestellt wurden. Es ist dagegen nöthig, die Einwendungen zu besprechen, welche in neuerer Zeit gegen meine Lehre vom Baue der Zellen und von der allmälig in der Richtung von außen nach innen erfolgenden Ablagerung der secundären Schichten von Harting und Mulder erhoben wurden (vergl. Harting, mikrochem. Onderzoekingen u. s. w. in Tijdschrift voor natuurlijke geschiedenis. T. XI. übersetzt in der Linnaea T. XIX. Derselbe: Brief an H. Mohl, bot. Zeit. 1847. 337. Mulder, Versuch einer phys. Chemie. H. Mohl, über das Wachsthum der Zellmembran, bot. Zeit. 1846. 337). Die von Hartig (Beitr. zur Entwickelungsgeschichte der Pflanzen. 1843. Das Leben der Pflanzenzelle. 1844) erhobenen Einwendungen glaube ich dagegen der Sache unbeschadet unberücksichtigt lassen zu können.

Mulder und Harting greifen meine Theorie sowohl aus anatomischen als chemischen Gründen an und suchen nachzuweisen, daß die Zellmembran in der Richtung von innen nach außen durch Ablagerung von Schichten auf der äußeren Seite der ursprünglichen Membran in die Dicke wachse, auf welches Wachsthum in einzelnen Fällen auch eine Ablagerung im Innern der Zellhöhlung folgen soll, während in einzelnen Fällen (bei den Zellen des hornartigen Albumens) die Membran selbst durch Einlagerung von fremder Substanz in die Dicke wachse. Zunächst läugnen meine Gegner, daß die dünnen Membranen der jugendlichen Zelle undurchlöchert und erst die später sich ablagernden innern Schichten porös seien, indem sie umgekehrt zu finden glauben, daß die Membranen jugendlicher Zellen siebförmig durchlöchert seien und daß erst später auf der äußeren Seite dieser porösen Zellen eine vollständig geschlossene Membran sich ablagere. Es kann natürlicher-

Digitized by Google

weise nicht meine Sache sein, zu entscheiden, wer richtiger beobachtete, ich oder Harting; ich muß aber auf den von mir angegebenen Thatsachen bestehen und glaube nicht, daß sich Harting in der Art, wie es ihm beg gnet ist, getäuscht hätte, wenn er, anstatt lauter mit kleinen Tüpfeln versehene Zellen zu seinen Beobachtungen zu wählen, seine Untersuchungen auch über Zellen mit großen Tüpfeln, zwischen denen die secundären Membranen unter der Form von schmalen Fasern erscheinen, ausgedehnt und die vollständige Analogie, welche zwischen dem Bau der Gefäßschläuche und der Zellen vorhanden ist, gehörig beachtet hätte. — Einen zweiten Grund für seine Ansicht des äußeren Wachsthums findet Harting in seinen mikrometrischen Messungen von jugendlichen und von verdickten Holzzellen (Linnaea. 1846. 552.), bei welchen er zu dem Resultate gelangte, daß die Höhlung der Holzzellen beim Dickewachsthum eines Zweiges sich ganz in demselben Verhältnisse, wie die nicht verholzten Zellen ausdehne, woraus er den Schluß zog, daß die Verdickung ihrer Wandungen einer auf der äußeren Seite ihre primären Membran stattfindenden Ablagerung zuzuschreiben sei. Ich glaube hingegen durch meine Messungen (bot. Zeit. 1846. 358.) nachgewiesen zu haben, daß gerade das Gegentheil stattfindet und die Verdickung der Wandungen mit Verengerung der Zellhöhlung verbunden ist. — Einen dritten Gegenbeweis leiten Mulder und Harting aus der chemischen Reaction (welche später näher besprochen werden wird) der Zellwandung ab. Die Membran der jugendlichen Zelle färbt sich auf Einwirkung von Jod und Schwefelsäure blau, bei erwachsenen Zellen geschieht dieses sehr häufig nur bei den innersten Schichten, während die mittleren sich grün oder gelb farben und die äußerste Membran eine braune Farbe annimmt und der auflösenden Kraft der Schwefelsäure durchaus widersteht, was bei den mittleren und inneren Schichten nicht der Fall ist. Hieraus leiten meine Gegner den Schluß ab, daß die Membran der jugendlichen Zelle und ebenso die innersten Schichten der erwachsenen Zelle aus Cellulose, die mittleren und die äußeren Schichten dagegen aus anderen Verbindungen bestehen, welche erst später gebildet und auf der äußern Seite der Cellulosemembran abgelagert worden seien. Ich habe dagegen nachgewiesen (botan. Zeit. 1847. 497.), daß die chemischen Untersuchungen, auf welche sich diese Schlußfolgerung stützt, unvollständig sind, daß die äußeren Schichten der Zellmembran ebenfalls aus Cellulose bestehen, aber von fremden Verbindungen infiltrirt sind, welche die Reaction der Cellulose auf Jod und Schwefelsäure hindern, daß man aus der chemischen Reaction einer Schichte nicht auf die Zeit ihrer Entstehung einen Schluß ziehen darf, indem ebensowohl die inneren als die äußeren Schichten eine chemische Metamorphose erleiden können, welche mit der Zeit ihrer Entstehung in keinem Zusammenhange steht, daß deßhalb nur anatomische Gründe über die Reihenfolge der Entwickelung der verschiedenen Schichten entscheiden können. — Was endlich die Angabe betrifft, daß die dickwandigen Zellen des Albumens von Phytelephas, Iris u. s. w. (Fig. 24, 25) und die sogenannten Collenchymzellen (Fig. 26) gleich-

Fig. 25.

Zellen des Albumens von Sagus taedigera.

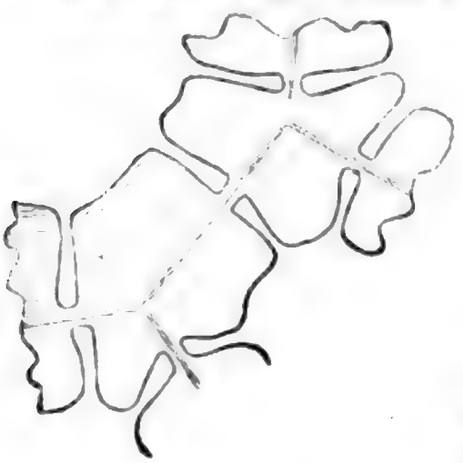


Fig. 24.

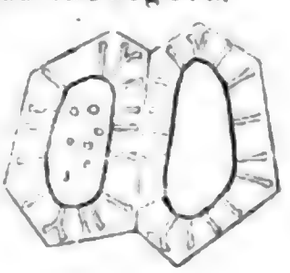
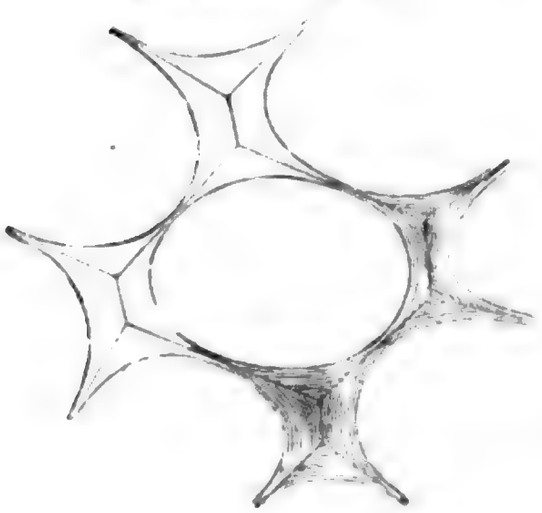


Fig 26.

Zellen aus dem Blattstiele von Nymphaea alba.



Digitized by Google

förmige, nicht geschichtete Wandungen besitzen, und daß deßhalb ihre primäre Membran selbst in die Dicke gewachsen sei, so beruht diese Angabe einfach auf unvollkommener Untersuchung. Hätten die Verfasser diese Zellen mit Säuren von einem gehörigen Concentrationsgrade behandelt, so hätten sie die Schichtung gefunden. — Kurz die Untersuchungen, zu welchen mich die Einwendungen von Harting und Mulder veranlaßten, dienten nur dazu, die Gründe, auf welche ich meine Theorie des Wachsthumes der Zellmembran gebaut hatte, zu verstärken.

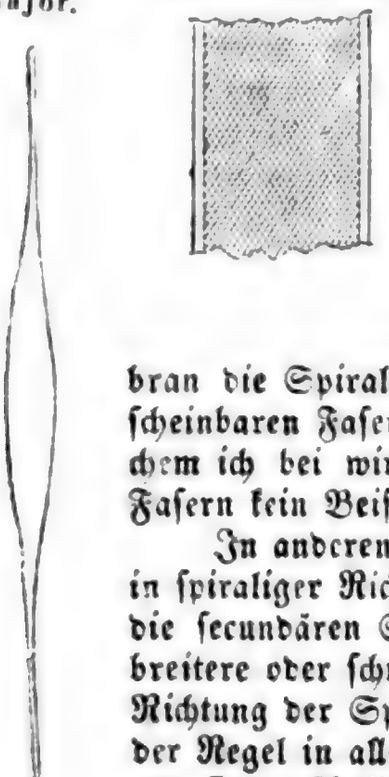
Eine besondere Betrachtung verdienen die secundären Zellmembranen. Im Ganzen genommen ist es selten, daß dieselben nach Art der primären Membran dem Auge unter der Form einer gleichförmigen glatten Haut, gleichsam als ein erhärteter Schleim erscheinen, z. B. bei den Conferven, bei vielen Haaren. Ob sie auch wirklich in diesem Falle einer besonderen Structur entbehren, ist zweifelhaft, denn es reißen solche Zellen, wenn sie in die Länge gezogen werden, zuweilen in schiefer Richtung ein, so daß sie mehr oder weniger vollständig in ein spiralförmig gewundenes Band aus einander gezogen werden können. Diese Erscheinung in Verbindung mit den gleich zu besprechenden sichtbaren Structurverhältnissen scheint mir darauf hinzuweisen, daß die secundären Zellmembranen, ohne aus wirklichen Primitivfasern (welche auf keine Weise nachgewiesen werden können) zusammengesetzt zu sein, doch einen faserigen Bau besitzen, indem ihre Molecüle in der Richtung einer Spirale fester als in den übrigen Richtungen zusammenhängen (vgl. über d. Bau d. veget. Zellmembran, in meinen Vermischten Schriften. 314.).

An diese dem Auge vollkommen homogen erscheinende Zellen schließen sich zunächst solche an, deren Membran eine sehr feine spiralige Streifung zeigt, wie dieses bei den Zellen mancher Hölzer, z. B. von Pinus sylvestris und in sehr auffallendem Grade bei den Baströhren der Apocyneen und Asclepiadeen, z. B. Vinca (Fig. 27), Nerium, Ceropegia, Hoya, der Fall ist. Wenn auch in manchen dieser Fälle die Membran das Aussehen hat, als ob sie aus getrennten, sehr nahe an einander liegenden Fasern bestehe, so scheint dieses doch in der That nicht stattzufinden, sondern die Streifung in ungleichförmiger Dicke oder Dichtigkeit der verschiedenen Theile einer zusammenhängenden Membran begründet zu sein. Hierfür spricht besonders der Umstand, daß bei den Bastfasern der Apocyneen in den verschiedenen, über einander liegenden Schichten derselben Membran die Spirale bald rechts, bald links gewunden ist, die scheinbaren Fasern sich also kreuzen, ein Verhältniß, von welchem ich bei wirklicher Theilung der secundären Membran in Fasern kein Beispiel kenne.

Fig. 27.

A. Bastzelle von Vinca major.

B. Stück derselben stärker vergrößert.



In anderen Fällen treten statt der Streifen vollkommene, in spiraliger Richtung verlaufende Spalten auf, durch welche die secundären Schichten in parallel mit einander verlaufende breitere oder schmälere Bänder (Fasern) getheilt werden. Die Richtung der Spirale, in welcher die Fasern verlaufen, ist in der Regel in allen Zellen eines Gewebes die gleiche; es kreuzen sich deßhalb die Fasern zweier Nachbarzellen auf den an einander liegenden Wandungen. Die Fasern sind in der über-

Digitized by Google

wiegenden Mehrzahl der Fälle rechts (im botanischen Sinne, d. h. also nach Art einer links gewundenen Schraube) gewunden. Fälle vom Gegentheile kommen allerdings vor, und zwar bald nur vereinzelt in einzelnen Elementarorganen, bald als Regel bei einzelnen Exemplaren einer Pflanze. Solche Spiralfasern finden sich in seltneren Fällen in gewöhnlichen Parenchymzellen des Stamms und der Blattstiele, z. B. in sehr ausgezeichnetem Grade bei den verschiedenen Arten von Nepenthes, bei manchen Orchideen, häufiger sind sie dagegen auf besondere Organe eingeschränkt, z. B. bei den Lebermoosen auf die Elateren, bei Equisetum (Fig. 28) auf die Zellen des Sporangiums, bei Sphagnum auf einen Theil der Zellen des Blatts und die Zellen der Rinde, bei den Cacteen auf die Haare, bei Casuarina, Salvia, bei vielen Polemoniaceen u. s. w. auf einzelne Schichten der Samenhäute, bei vielen Pflanzen auf die Antherenzellen. Nicht selten besitzen einzelne Organe, welche aus solchen Faserzellen gebildet sind, eine schwammige, weiche Beschaffenheit, z. B. die äußere Wurzelrinde vieler tropischer Orchideen und Aroideen, die Kelchblätter von Illecebrum verticillatum, das Pericarpium von Cachrys Morisoni, C. odontalgica, die Riefen der Frucht von Aethusa Cynapium.

Fig. 28. Zelle aus dem Sporangium von Equisetum arvense.

Als eine kleine Modification der Spiralfaser ist die Ringfaser (Fig. 29) zu betrachten, welche die Längenachse der Zelle rechtwinklig kreuzend in querer Richtung an der Zellwandung verläuft. Es kommt dieselbe nicht selten abwechselnd mit den Spiralfasern in denselben Zellen wie die letzteren vor, z. B. in den Zellen mancher Antheren, in dem Sporangium der Jungermannien, in den Blättern von Sphagnum. Man kann sie als eine Mittelbildung zwischen der rechts und der links gewundenen Spiralfaser betrachten.

Fig. 29. Zellen aus dem Sporangium von Marchantia polymorpha.

Unendlich häufiger als die regelmäßige spiralförmige Bildung der secundären Membranen kommt die netzförmige vor, und es wird kaum eine Pflanze von den Moosen aufwärts zu finden sein, bei welcher nicht die Mehrzahl ihrer Zellen diese Bildung mehr oder weniger deutlich erkennen läßt. Zuweilen, aber in verhältnißmäßig seltenen Fällen gleicht die secundäre Membran der netzförmigen Zelle der der Spiralfaserzelle darin, daß sie ebenfalls durch nahe an einander liegende Tüpfel in schmale Fasern getheilt wird, welche Fasern aber nicht in spiraliger Richtung verlaufen, sondern zu einem mehr oder weniger regelmäßigen Netze mit engeren oder weiteren, rundlichen oder eckigen Maschen verbunden sind, z. B. bei den Zellen des Samenflügels von Swietenia, des Pericarpiums von Picridium tingitanum, P. vulgare, der Samenhaut von Cucurbita Pepo, des Blattparenchyms von Sanseviera guineensis (Fig. 30), bei einzelnen Zellen des Markes von Rubus odoratus, Erythrina Corallodendron. In der großen Mehrzahl der Fälle ist dagegen die secundäre Membran nur an wenigen Stellen von verhältnißmäßig kleinen Oeffnungen durchbrochen, erscheint daher nicht unter der Form von einem Netze schmaler Fasern, sondern als zusam-

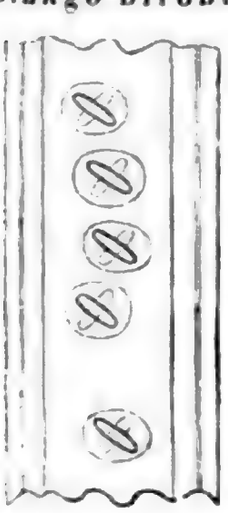
Digitized by Google

menhängende siebförmig durchlöcherte Haut. Da dieses das gewöhnlichste Verhältniß ist, welches beinahe bei allen Zellen stattfindet (vgl. Fig. 17), so wäre es unnöthig, Beispiele anzuführen; es mag jedoch erlaubt sein, einige besonders charakteristische Fälle zu nennen, durch deren Untersuchung man sich zur Erkennung weniger deutlicher Bildungen vorbereiten kann, z. B. die Parenchymzellen des Blattstiels von Cycas revoluta, die dickwandigen Markzellen von Hoya carnosa (Fig. 22), die Zellen, welche die steinigen Concretionen im Fleische der Birnen und Quitten bilden, das hornartige Albumen von Phytelephas, vieler Palmen (Fig. 24), der Rubiaceen. Man bezeichnet diese kleineren Löcher der secundären Membran mit dem Ausdrucke der Tüpfel, die Zellen selbst mit dem der getüpfelten Zellen. Die vielfachen Uebergänge dieser Zellform in die Form der mit einem Netze von schmalen Fasern versehenen Zellen und von diesen in die Spiralfaserzellen liefern den Beweis, daß die Fasern nicht, wie die früheren Phytotomen glaubten, als ein eigenthümlicher organischer Elementartheil zu betrachten sind, sondern daß sie nichts anderes sind, als schmale, zwischen langgezogenen Tüpfeln liegende Abtheilungen der secundären Membran, daß zwischen Fasern und Membran nur ein Unterschied in der Form, aber nicht im Wesen existirt.

Fig. 30.
Zellen aus dem Blatte von Sanseviera guineensis.

Die Vertheilung der Tüpfel auf der Zelle ist gewöhnlich eine durchaus regellose, namentlich auf den horizontalen Querwänden der Parenchymzellen. Häufig dagegen und namentlich bei langgestreckten Zellen tritt bei den auf den Seitenwandungen der Zellen liegenden Tüpfeln in so fern eine gewisse Regel in ihrer Stellung ein, daß sie mehr oder weniger genau in der Richtung einer Spirale stehen und auch häufig in dieser Richtung in die Länge gezogen sind (Fig. 31), so daß sie kurze Spalten darstellen. Zuweilen trifft man auch hinsichtlich der Stellen, an welchen Tüpfel stehen oder fehlen, eine bestimmte Regel eingehalten. So finden sich dieselben bei den Holzzellen der meisten Coniferen nur auf den seitwärts gegen die Markstrahlen gerichteten Seiten, so stehen sie bei locker verbundenen Parenchymzellen nicht selten an den plattgedrückten Theilen der Wandung, mittelst deren die Zellen unter einander verwachsen sind, fehlen dagegen an den die Intercellulargänge begränzenden Strecken, wie dieses häufig bei den Rindenzellen der Dicotylen stattfindet, oder wenn sie auch an den Intercellulargängen vorkommen, so weichen sie doch in Form und Größe von den auf den Scheidewänden der Zellen stehenden ab, z. B. bei Cycas, in den Samenflügeln von Swietenia. Es fehlen ferner die Tüpfel gewöhnlich auf der äußern Wandung der Epidermiszellen, können sich aber auch hier finden, wie z. B. auf den Blättern von Cycas.

Fig. 31.
Holzzellen von Ginkgo biloba.



Digitized by Google

Die Tüpfel der einen Zelle stehen in Hinsicht auf Form und Lage in der innigsten Beziehung zu denen der Nachbarzelle, und es ist ein allgemeines Gesetz, daß, wo zwei getüpfelte Zellen mit einander verwachsen sind, die Tüpfel beider Zellen sich genau gegenüberliegen, so daß auch bei sehr dickwandigen Zellen die beiden Zellhöhlungen in den Tüpfelcanälen nur durch die primären Wandungen, welche eine sehr dünne Scheidewand bilden, von einander geschieden sind (Fig. 21, 24, 25). Diese Abhängigkeit der Bildung der einen Zelle von der der benachbarten tritt in einem desto höheren Grade hervor, je mehr in den secundären Membranen die netzförmige Bildung vorherrscht, sie verschwindet dagegen desto mehr, je deutlicher die spiralige Structur hervortritt. Wo daher die Tüpfel ohne Ordnung zerstreut sind, da entsprechen sie sich in Form und Lage genau, wo sie in spiraliger Richtung stehen und kurze elliptische Spalten darstellen, da entsprechen sie sich in der Lage, aber nicht mehr in der Form, indem sie in abweichender Richtung schief gestellt sich kreuzen und nur mit ihrem mittleren Theile auf einander treffen (Fig. 31), wo endlich die Tüpfel zu langen, spiralförmig die Zelle umkreisenden Spalten ausgedehnt sind, da ist jede Beziehung zur Nachbarzelle verschwunden.

In dickwandigen Zellen stellen die Tüpfel gewöhnlich cylindrische Canäle dar, welche jedoch häufig an ihrem innern Ende sich mit einer trichterförmigen Erweiterung in die Zellhöhlung einmünden und auch zuweilen an ihrem äußern blinden Ende etwas erweitert sind. Nicht selten vereinigen sich zwei und mehr Tüpfelcanäle zu einem sich gemeinschaftlich in die Zellhöhlung einmündenden Gange (Fig. 22).

In manchen Fällen treten die primären Wandungen zweier benachbarter Zellen an den Stellen, an welchen die Tüpfel liegen, aus einander und lassen eine linsenförmige Höhlung zwischen sich, welche einen etwas größeren Umfang als die Tüpfel besitzt (Fig. 32) und deßhalb als ein die Tüpfel

Fig. 32.

Querschnitt durch die Holzzellen und einen Tüpfel (a) von Pinus Pinea.

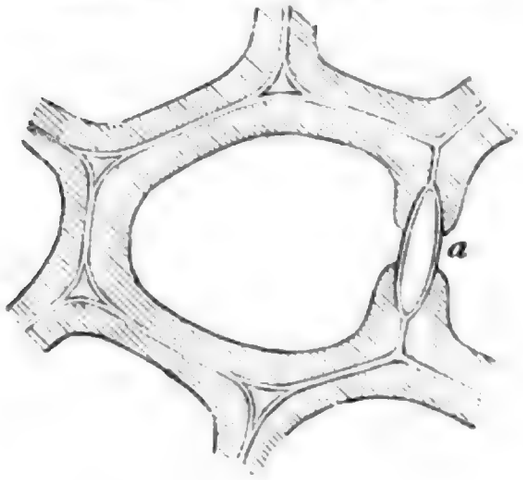
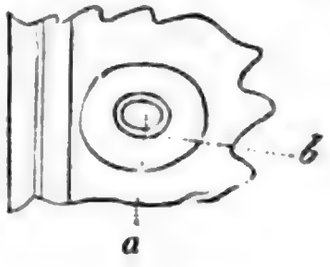


Fig. 33.

Die Tüpfel von Pinus Pinea von der Fläche aus gesehen. a. Tüpfelcanal. b. Hof.



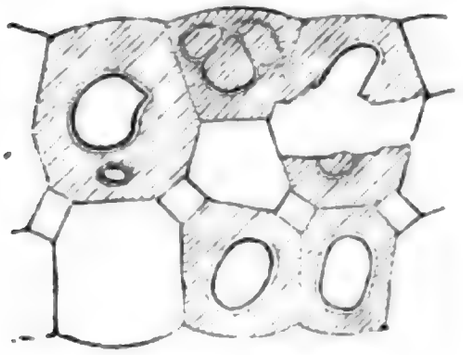
umgebender Hof (Fig. 33) erscheint. Ich kenne diese Bildung nur bei langgestreckten Zellen; am deutlichsten ist sie bei den Holzzellen der Coniferen und Cycadeen, sie kommt aber auch bei den Holzzellen mancher Laubhölzer vor. Diese Höhlungen finden sich bei sehr jugendlichen Zellen noch nicht, sie bilden sich jedoch schon vor Ablagerung der secundären Membranen und der durch dieselbe bedingten Tüpfelbildung aus. Daß diese Höhlungen, wie Schleiden behauptet, durch Ausscheidung einer Luftblase zwischen den

Digitized by Google

bis dahin verwachsenen Zellwandungen entstehen, ist unrichtig; es sind dieselben während des jugendlichen Zustandes der Zellen mit Saft gefüllt.

In einzelnen, jedoch sehr seltenen Fällen, wird die in den Tüpfeln als Scheidewand ausgespannte primäre Membran nach vollendeter Ausbildung der Zellen resorbirt, wodurch die getüpfelten Zellen in poröse verwandelt werden. Am ausgezeichnetsten findet sich dieses bei einigen Moosen, namentlich bei den Faserzellen von Sphagnum, den Blattzellen von Dicranum glaucum (Fig. 34) und Octoblepharum albidum u. s. w. (Vgl. Anatom. Untersuch. über die porösen Zellen von Sphagnum, in meinen Verm. Schriften, S. 294, ferner Schleiden, Beiträge I. 71.) Bei Phanerogamen ist diese Erscheinung sehr selten; ich fand sie mit Bestimmtheit nur bei Faserzellen, z. B. in der Wurzelrinde von Epidendrum elongatum, in der Samenhaut von Martynia u. s. w. Ob sie bei den Holzzellen von Pinus, wie Unger angiebt, normal auftritt, ist mir noch zweifelhaft.

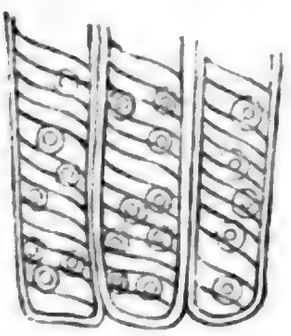
Fig. 34.
Poröse Zellen aus dem Blatte von Dicranum glaucum.



In den meisten Fällen stimmen sämmtliche auf der innern Seite der primären Membran abgelagerte Schichten in ihrer Form völlig überein, so daß man keinen Grund hat, eine weitere Abtheilung der Schichten, als die in primäre und secundäre Membran vorzunehmen. In einzelnen Fällen zerfällt dagegen die secundäre Membran in zwei Schichten von auffallend verschiedenem Baue, so daß man zwischen primärer, secundärer und tertiärer Membran unterscheiden muß.

Wie weit verbreitet ein solcher Unterschied zwischen secundärer und tertiärer Membran ist, läßt sich beim gegenwärtigen Stande unsrer Kenntnisse nicht angeben. Ich muß mich daher auf die Anführung einiger Beispiele, bei welchen die Existenz der tertiären Membran mit Sicherheit nachgewiesen ist, beschränken. Es gehören hierher die Holzzellen von Taxus und Torreya, deren primäre und secundäre Membranen völlig wie bei den Holzzellen von Pinus gebildet sind, deren Höhlung dagegen noch von einer inneren Membran ausgekleidet ist, welche mit faserähnlichen, in regelmäßigen Spirallinien verlaufenden Verdickungen besetzt ist (Fig. 35). Dieselbe Bildung wiederholt sich bei den Holzzellen einiger Laubhölzer, z. B. bei Viburnum Lantana.

Fig. 35.
Holzzellen von Taxus baccata.



Am auffallendsten ist der Gegensatz zwischen secundärer und tertiärer Membran bei Zellen, welche bei sehr verschiedenen Pflanzen an den Samenhüllen vorkommen, und bei welchen eine der innern Membranen in Spiralfasern gespalten ist, während die andere aus homogenen Schichten besteht, welche bei Benetzung der Zellen mit Wasser so stark anschwellen, daß sie die primäre Membran zersprengen. Diese Eigenschaft kommt gewöhnlich den secundären Schichten zu, während die

tertiäre Membran als Spiralfaser auftritt, z. B. bei den äußern Zellen der Samenhaut von Collomia und andern Polemoniaceen, des Pericarpiums von Salvia, bei den Haaren der Frucht von Senecio vulgaris u. s. w., in andern Fällen ist die secundäre Membran aus Spiralfasern gebildet und es bestehen die tertiären Schichten aus der aufquellenden Masse, z. B. bei den Haaren der Samen von Ruellia strepens.

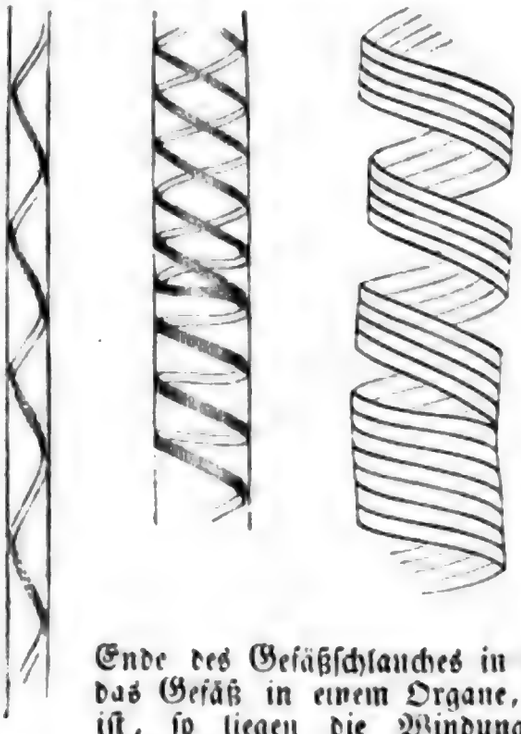
Anmerk. 1. Hartig, welcher zuerst erkannte, daß bei Taxus die tertiäre Membran die Form einer zusammenhängenden Haut besitze und nicht aus isolirten Fasern bestehe, stellte die Lehre auf (Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pflanzen. 1843), daß bei allen Zellen eine solche innere Haut, welche er Ptychode nannte, vorkomme. Diese Membran, glaubte er, unterscheide sich durch bestimmte chemische Kennzeichen von der mittleren Schichte (seiner Astathe), indem sie sich mit Jod und Schwefelsäure nicht wie die letztere blau färbe und in diesem Kennzeichen mit der äußeren Zellhaut (welche er Eustathe nannte) übereinstimme. Diese innere Haut hielt Hartig für die älteste, die äußerste für die jüngste Zellmembran. Diese ganze Lehre beruht auf sehr unvollständigen Beobachtungen. Die tertiäre Membran von Taxus besteht aus Cellulose, sie ist daher eine wahre Zellmembran, dagegen scheint Hartig in vielen andern Fällen den später zu beschreibenden Primordialschlauch für eine Schichte der Zellmembran gehalten und somit Bildungen, welche gar nichts mit einander gemein haben, zusammengerechnet zu haben.

Anmerk. 2. Es mag nicht unpassend sein, nach dieser Auseinandersetzung des Baues der secundären Zellmembranen einen Blick auf den Bau der Gefäßschläuche zu werfen, indem die verschiedenen Modificationen des Baues der Zellwandung sich bei den Gefäßen wiederfinden und zwar in vielen Fällen in weit deutlicherem Maaße ausgeprägt, als bei den Zellen, weßhalb auch lange, ehe man diese Verhältnisse bei den Zellen kannte, dieselben bei den Gefäßen beobachtet, wenn gleich vielfach unrichtig gedeutet waren. Es wurden die Gefäße nach den Modificationen des Baues ihrer secundären Schichten in Spiralgefäße, Ringgefäße, netzförmige Gefäße, punktirte Gefäße u. s. w. eingetheilt.

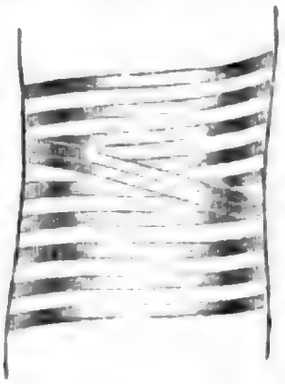
Die verbreitetste Gefäßform ist die des Spiralgefäßes, indem sich dieselbe wohl bei allen Pflanzen, welche überhaupt Gefäße besitzen, findet und namentlich in den meisten Organen die ersten Gefäße, welche in denselben auftreten, dieser Form angehören, weßhalb man sie in den Gefäßbündeln des Stamms in ihrem hintersten, gegen das Mark zu gewendeten Theile findet. Die secundäre Membran dieser Gefäße ist in eine oder mehrere (bei Musa bis zu 20) parallel verlaufende Spiralfasern zerfallen, welche sich in der Regel am obern und untern Ende des Gefäßschlauches in eine Ringfaser endigen. — Entwickelt sich das Gefäß in einem Organe, dessen Längenwachsthum bereits vollendet ist, so liegen die Windungen der Spiralfasern enge an einander (Fig. 37), verlängert sich dagegen das Organ noch nach vollendeter Bildung des Gefäßes, so werden die Windungen der Faser in Folge der Streckung, welche das Gefäß erleidet, weit auseinandergezogen (Fig. 38, 39), man findet deßhalb gewöhnlich im hintersten, gegen das Mark gerichteten, zuerst gebildeten Theile

Fig. 39. Fig. 38. Fig. 37. Fig. 36.

Spiralgefäße aus Sambucus Ebulus.



Spiralgefäß von Impatiens parviflora.



Digitized by Google

des Gefäßbündels sehr weit gewundene Spiralgefäße, während die weiter gegen die Rinde zu liegenden enge Windungen besitzen.

Die Ringgefäße (Fig. 40) bilden eine leichte Modification der Spiralgefäße, indem in vielen Fällen regelmäßig in demselben Gefäße auf eine Reihe von Gefäßschläuchen, welche Spiralfasern enthalten, eine Reihe von Schläuchen, welche mit Ringfasern versehen sind, folgt, oder auch ohne bestimmte Regel Spiralfasern und Ringfasern, oft in demselben Gefäßschlauche, abwechseln.

Fig. 40.

Gefäß aus dem Stengel des Kürbis, zum Theile Ringfasern, zum Theile Spiralfasern enthaltend.

Die netzförmigen Gefäße kommen in mehrfachen Modificationen vorzugsweise bei den Gefäßcryptogamen und in dem äußern, jüngern Theile der Gefäßbündel der Monocotylen vor. Bei ihnen tritt eine ähnliche Abhängigkeit in der Form und Vertheilung der Tüpfel von der Bildung der anliegenden Theile ein, wie wir sie bei den getüpfelten Zellen gefunden haben. Liegen mehrere Gefäße unmittelbar aneinander, so sind die mit einander verwachsenen Seiten der Gefäßwandung (Fig. 41 *a*.) mit quer stehenden, durch schmale Fasern von einander getrennten Tüpfeln besetzt, welche die ganze Breite einer solchen Seitenwandung einnehmen, aber nicht über die Kanten, in welchen die verschiedenen Seitenflächen des Gefäßes zusammenstoßen, sich fortsetzen. Diese Form wurde mit dem Ausdrucke der Treppengänge bezeichnet. Steht dagegen die Wandung eines solchen Gefäßes eine kleinere oder größere Strecke weit mit Zellen in Berührung (Fig. 41 *b*.), so zeigen seine Tüpfel die elliptische oder rundliche Form der Zellentüpfel, sind bald völlig unregelmäßig vertheilt, bald in der Richtung einer Spirale angeordnet, und das Gefäß erhält den Namen des netzförmigen. Sehr häufig zeigt dasselbe Gefäß an verschiedenen Stellen diese beiden Modificationen der Bildung.

Fig. 41.

Netzförmiges Gefäß aus einem baumartigen Farn.

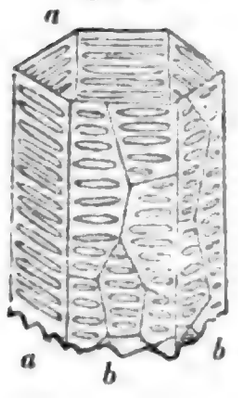
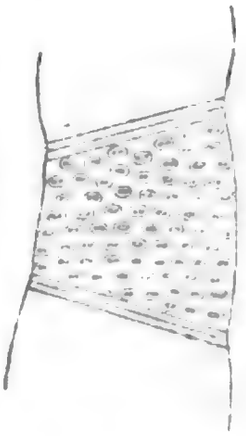


Fig. 42.

Getüpfeltes Gefäß aus Laurus Sassafras.



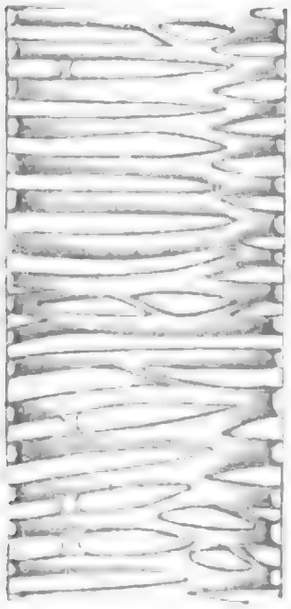
Die getüpfelten Gefäße (Fig. 42) endlich, welche sich im Holze der Dicotylen (mit Ausnahme seiner ältesten, an das Mark anstoßenden Theilen) finden, zeigen an denjenigen Stellen ihrer Wandung, mittelst deren sie an ein zweites Gefäß angränzen, mehr oder weniger reichliche mit einem Hofe versehene Tüpfel, während die an Zellen angränzenden Wandungen die Form der netzförmigen Gefäße zeigen, d. h. Tüpfel ohne Hof besitzen oder deren auch ganz entbehren. Zuweilen findet sich bei den getüpfelten Gefäßen, z. B. bei der Linde eine tertiäre Membran, welche unter der Form von Fasern erscheint, die zwischen den Tüpfeln durchlaufen.

Die Scheidewände zwischen den Gefäßschläuchen werden nicht immer vollständig resorbirt, sondern es kommt bei netzförmigen, besonders häufig aber bei getüpfelten Gefäßen vor, daß sich auf den quer oder schief gestellten Scheidewänden der Gefäßschläuche secundäre Schichten unter der Form eines Netzes oder unter der Form von parallelen Querfasern ablagern, zwischen welchen jedoch regelmäßig die primäre Membran resorbirt wird, so daß die offene Communication zwischen den Gefäßschläuchen dadurch nicht gestört wird.

Anmerk. 3 Ich habe bei der Darstellung des Baues der Zellen und der Gefäße den spiralförmigen und den netzförmigen Verlauf der Fasern als zwei besondere Modificationen des Baues der secundären Zellmembranen aufgeführt. Da Uebergänge zwischen beiden Bildungen vorkommen (Fig. 43, s. folg. S.) und da häufig bei netzförmiger Bildung der Faser die Tüpfel mehr oder weniger deutlich in Spirallinien geordnet sind, da ferner die auf einer gleichförmigen Zellmembran zerstreuten Tüpfel häufig eine längliche Form haben und ihr Längendurchmesser ebenfalls in der Richtung einer Spirale schief gestellt ist, so liegt der Gedanke nahe, daß die

Spiralbildung den secundären Membranen sämmtlicher Zellen und Gefäße zu Grunde liege und daß die übrigen Formen späteren Umwandlungen der Spiralzelle und des Spiralgefäßes ihre Entstehung verdanken. Diese Ansicht wurde auch von den meisten Phytotomen in Hinsicht auf die Gefäße ausgesprochen; die Vorstellungen, welche man sich über die bei dieser Metamorphose stattfindenden Vorgänge machte, waren jedoch großentheils ziemlich plumper Art. So war es eine sehr verbreitete Ansicht, daß die Spiralfaser der Ausdehnung, welche das Gefäß während seines Wachsthums erleide, nicht folgen könne und in Stücke zerreiße, welche sich wieder zu Ringen vereinigen und auf diese Weise Veranlassung zur Bildung von Ringgefäßen geben. So gründlich auch diese Vorstellung, welche mit allen Beobachtungen im Widerspruche steht, schon von Moldenhawer widerlegt war, so blieb sie doch in beinahe allen phytotomischen Schriften bis zur Physiologie von Meyen ein stehender Artikel.

Fig. 43.
Netzförmiges Gefäß aus dem Blattstiele von Rheum hybridum.



Auf eine andere, weniger leicht zu widerlegende Weise suchte Schleiden (Ueber Spiralbildungen in der Pflanzenzelle. Flora 1839) die Entstehung der Ringgefäße aus Spiralgefäßen zu erklären, indem er annahm, daß jedesmahl zwei Windungen der Spiralfaser untereinander zu einem Ringe verwachsen und die übrigen Stücke der Spiralfaser, welche zwischen diesen Ringen verlaufen, sich später auflösen. Gegen diese Darstellung muß ich mich in Folge meiner Beobachtungen (über den Bau der Ringgefäße in meinen Vermischten Schriften. 285) auf das bestimmteste erklären, indem diese die Ringe von ihrem ersten Auftreten an als ursprüngliche Bildung und die scheinbaren Umwandlungsstufen der Spiralgefäße in Ringgefäße als bleibende Mittelbildungen zwischen diesen beiden Gefäßformen nachwiesen.

Noch verbreiteter und namentlich noch in den neueren Zeiten von Schleiden und Unger (Linnaea 1841. 394) vertheidigt ist die Ansicht, daß die netzförmigen Gefäße aus Spiralgefäßen hervorgehen. Nichts schien einfacher zu sein, als die Annahme, daß sich zwischen den Windungen der Spiralfaser Querfasern bilden und auf diese Weise das Spiralgefäß in ein netzförmiges sich verwandle. Zwei Umstände lassen mich aber auch diese Ansicht aufs bestimmteste verwerfen. Erstens spricht die Beobachtung der in der Entwickelung ihrer secundären Schichten begriffenen Gefäße dafür, daß die zuerst sich ablagernden zarten Fasern bereits netzförmig verbunden sind, wie dieses namentlich die Untersuchung junger Palmenwurzeln zeigt. Anderntheils ist diese Vorstellung des Ueberganges eines Spiralgefäßes in ein netzförmiges Gefäß mit den mechanischen Verhältnissen der Faser unvereinbar. Wo zwei Spiralgefäße an einander liegen, müssen sich ihre Fasern kreuzen, da in der großen Mehrzahl der Fälle die Faser in beiden Gefäßen homodrom ist; nun findet man aber, wo zwei netzförmige Gefäße an einander liegen, ihre Fasern in beiden Gefäßen quer liegen und einander in der Lage genau entsprechen, dieses könnte nur dadurch bewirkt werden, daß die Fasern in beiden Gefäßschläuchen ihre ursprüngliche spiralförmige Richtungen verließen, und die eine nach rechts, die andere nach links herunterrückte, bis sie einander genau in der Lage entsprechen würden. Wer wird an eine solche Wanderung von Fasern, die nicht frei liegen, sondern auf die Gefäßschläuche, welche selbst untereinander verwachsen sind, aufgewachsen sind, glauben, und wer hat je etwas der Art gesehen? Einen Vorgang dieser Art konnte man noch für möglich halten, so lange man noch den wahren Bau des Gefäßes nicht kannte, und glaubte, die Faser liege frei in der Höhlung der Gefäße, ein Irrthum, der früher sehr verbreitet war, und den man noch in einer Schrift von Schleiden (Beiträge I. 188) zu finden, nicht erwarten sollte. Und wenn man auch wirklich das Unglaubliche annehmen wollte, daß die Fasern auf der einen Seite des Gefäßes solche Wanderungen vornehmen, wie sollen sich ihre auf den übrigen Seitenwandungen des Gefäßes verlaufenden Fortsetzungen verhalten, sollten diese abreißen oder hin und hergezerrt werden, um durch ihre steilere Steigung wieder einzubringen, was im spiraligen Verlauf auf der andern Seite verloren ging? Statt einer nothwendigerweise daraus hervorgehnden Verwirrung

Digitized by Google

sehen wir die schönste Ordnung. Sind die Seitenwandungen des Gefäßes mit Zellen in Berührung, so finden wir seine Tüpfel mit denen der Zellen in Uebereinstimmung, steht irgend eine Stelle des Gefäßes mit einem andern Gefäße in Verbindung, so treffen wir horizontale spaltenförmige Tüpfel. So sehen wir wohl, daß ein Elementarorgan auf die Organisation eines anliegenden bestimmend einwirkt, wir sind aber nirgends zu beobachten im Stande, daß ein bereits bis zu einem gewissen Grade ausgebildetes Organ seine bereits organisirten Theile Wanderungen vornehmen läßt, um sie Theilen seiner Nachbarorgane gegenüberzustellen. Da man nun aber alle diese Sachen nicht sehen kann, so werden diese Vorgänge von Schleiden in eine Zeit zurückverlegt, in welcher die Beobachtung noch unmöglich ist. Er sagt nämlich (Grundzüge der wissensch. Botanik. I. 228), es sei ihm sehr wahrscheinlich, daß die Spirale viel früher vorhanden sei, als sie für unsere optischen Hülfsmittel sichtbar wird, indem sie zuerst aus einem Stoffe besteht, der von der Zellwandung und vom Zelleninhalt optisch nicht verschieden ist; daher mögen manche Formen nur dann auf die Spirale zurückzuführen sein, wenn man annimmt, daß die Mittelstufen schon durchlaufen wurden, ehe das Gebilde noch sichtbar wurde. Ich überlasse es dem Verfasser gern, über den Verlauf von Fasern zu speculiren, die man nicht sehen kann, mir möge es erlassen sein, ihm auf dieses Gebiet zu folgen. Valentin, von welchem die Theorie über die allseitige Verbreitung der Spiralfasern ausging (Repertor. f. Anat. u. Phys. I. 88) glaubte doch, dieses durch Beobachtungen nachweisen zu können, indem er gefunden zu haben angiebt, daß die secundären Membranen unter der Form von einer körnigen Substanz auftreten, deren Körnchen anfänglich keine bestimmte Anordnung zeigen, dagegen sich später in Spiralen ordnen und zu den Spirallinien, die man in der ausgebildeten Membran noch erkennen könne, vereinigen; eine Darstellung, welche durch die Untersuchungen keines späteren Beobachters bestätigt werden konnte.

Kaum der Anführung werth ist es, daß Meyen (Physiologie I. 45) die Theorie aufstellte, daß nicht nur die secundären Schichten, sondern auch die primare Membran aus isolirten spiralförmigen Fasern zusammenwachse. Er wurde hiezu vorzugsweise durch die mit sehr feinen Spiralfasern versehenen Zellen einer von ihm auf Manilla gesammelten Stelis veranlaßt, deren Bau er gänzlich mißkannte, indem er glaubte, die Fasern bilden die primäre Membran, während sie der secundären angehören.

Schließlich sei noch zu bemerken, daß die Hypothese von Schleiden (Beiträge I. 187), daß bei der Bildung der secundären Schichten anfänglich wenigstens zwei Spiralbänder, einem aufsteigenden und absteigenden Strome des schleimigen Bildungsstoffes entsprechend, vorhanden seien, deren Enden an den Enden der Zelle in einander übergehen, und die in den meisten Fällen schon sehr frühe verwachsen, einfach ins Reich der Träume zu verweisen ist.

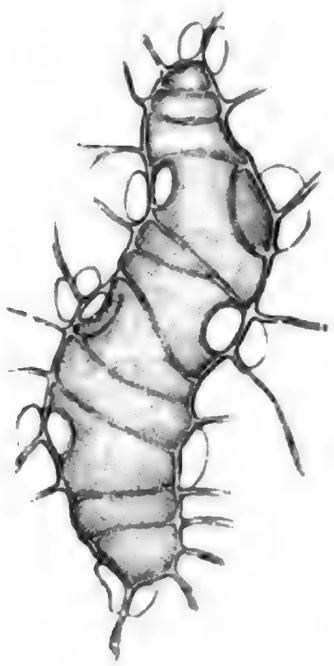
Keiner weiteren Widerlegung werth ist die früher vielfach verbreitet gewesene Ansicht, die noch von Link (phil. bot. 1837. I. 177) vertheidigt wird, daß die Tüpfel der Treppengänge und getüpfelten Gefäße die Reste der in kurze Stücke zerfallenen Faser von Spiralgefäßen seien. Löcher einer Membran sollte man billigerweise nicht für Erhabenheiten halten.

Anmerk. 4. Ich habe im Bisherigen von den Zellen und Gefäßen als streng gesonderten Organen gesprochen, weil bei der großen Mehrzahl der Pflanzen die ausgebildete Zelle vom ausgebildeten Gefäße scharf geschieden ist. Hiebei ist nun aber nicht zu vergessen, daß Uebergangsbildungen vorkommen. Der einen, der porösen Zellen, ist schon oben Erwähnung geschehen; es schließen sich dieselben durch die großen offenen Poren, durch welche sie sich in einander öffnen, an die Gefäße an, unterscheiden sich aber von ihnen dadurch, daß sie nach Art von Zellen ein parenchymatoses Gewebe bilden, an der Oberfläche der Organe liegen, zum Theile, bei Sphagnum (Fig. 43 B., f. folg. S.) sich durch die Poren selbst nach außen öffnen, wogegen die Gefäßschlauche immer zu Röhren verbunden sind, welche im Innern der Pflanzen zwischen den Zellen verlaufen. Eine andere Mittelbildung findet sich bei den Gefäßcryptogamen, namentlich bei den Lycopodien und Farnen, so wie bei den Coniferen und Cycadeen. Bei diesen Pflanzen findet sich das eigenthümliche Verhältniß, daß ihr Holz nicht aus einer Mischung von langgestreckten Zellen und Gefäßen, sondern aus Elementarorganen von einerlei Art besteht, welche hinsichtlich ihrer Form den Prosenchymzellen, hinsichtlich des Baues ihrer Wandungen den Gefäßen gleichen und ihre nahe Verwandtschaft zu den letzteren dadurch beweisen, daß die Fortsetzung der Stammgefäßbündel, welche in die Blätter eintreten, vollkommen ausgebildete Gefäße enthält, wie auch dadurch, daß im Stamme

der Coniferen und Cycadeen die innersten, ans Mark angränzenden Elementarorgane vollkommne Spiralgefäße sind und daß bei Ephedra einzelne Holzzellen zu vollkommenen getüpfelten Röhren zusammentreten.

Fig. 43 B.

Poröse, mit Ringfasern besetzte Zelle aus dem Blatte von Sphagnum cymbifolium.



Anmerk. 5 Es ist vielleicht in Hinsicht auf die Terminologie der getüpfelten Zellen und Gefäße nicht ganz überflüssig, zu bemerken, daß es, seitdem man den Bau der Tüpfel und ihren Unterschied von wirklichen Löchern kennt, allgemeiner Gebrauch ist, mit dem Ausdrucke der Tüpfel die auf der äußeren Seite durch die äußere Schlauchmembran abgeschlossenen, die secundären Schichten durchbohrenden Canäle, und mit dem Ausdrucke der Poren dieselben Canäle, wenn die primäre Membran resorbirt ist und damit die Schlauchhöhlungen sich frei in einander öffnen, zu bezeichnen. Schleiden gebraucht dagegen statt des Ausdruckes der getüpfelten Zelle den der porösen, nennt die Tüpfel Poren und die Poren Löcher, weil (Beitr. I. 189) nach Adelung und Heinsius ein Tüpfel einen auf eine Fläche gemachten seichten Eindruck oder leicht erhabenen Fleck bedeute. Ich will mich solchen Autoritäten gegenüber auf keinen etymologischen Streit einlassen, halte mich einfach an mein schwäbisches Deutsch und bin dem zu Folge der Meinung, daß man ein Pantherfell getupft nenne, ungeachtet seine Flecken weder gemacht, noch vertieft, noch erhaben sind.

c. Chemische Verhältnisse.

Die Grundmasse der Membranen sämmtlicher pflanzlicher Elementarorgane besteht aus neutralen Kohlenhydraten, in beinahe allen Fällen und vielleicht ohne Ausnahme aus Cellulose.

Die Cellulose ist farblos, in kaltem und kochendem Wasser, Alkohol, Aether, verdünnten Säuren unlöslich, in verdünnten Alkalien beinahe unlöslich, in concentrirter Schwefelsäure auflöslich; durch verdünnte Schwefelsäure wird sie in der Siedhitze in Dextrin verwandelt. Von Jod durchdrungen färbt sie sich bei Benetzung mit Wasser indigoblau; leichter tritt diese Färbung bei gleichzeitiger Einwirkung von Wasser, Schwefelsäure und Jod ein. Die Formel ihrer Zusammensetzung ist nach Payen $C^{12}H^{20}O^{10}$.

Die Cellulose findet sich vielleicht in keiner Zellmembran in reinem Zustande, indem sich eine Reihe sowohl unorganischer als organischer Verbindungen in ihr ablagert, worin ein Grund mannigfacher physikalischer und chemischer Verschiedenheiten, welche die Membranen derselben Zellen in verschiedenen Altersperioden, so wie die Zellen verschiedener Pflanzen zeigen, zu suchen ist.

Die Verbindung der Zellmembran mit unorganischen Substanzen ist ein ganz allgemeines Verhältniß, indem bis jetzt nur wenige Schimmelarten gefunden wurden, welche hierin eine Ausnahme machen (Mulder), wobei aber immer noch Ammoniak als Stellvertreter einer feuerfesten Basis aufgetreten sein konnte. Bei allen übrigen Pflanzen bleibt nach dem Verbrennen der Zellen ein der Form ihrer Membranen entsprechendes, aus den eingelagerten Alkalien, Erden, Metalloxyden gebildetes Skelet (die Asche) zurück. Je jünger ein Elementarorgan ist, desto reichlicher scheinen im Allgemeinen Alkalien, je älter dasselbe ist, desto reichlicher Erden und Metalloxyde mit seiner Substanz verbunden zu sein. In je höherem Grade

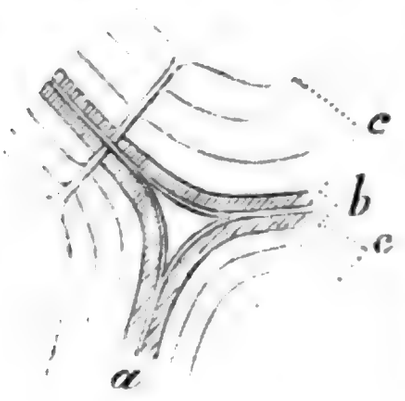
Digitized by Google

das Letztere stattfindet, desto härter wird die Membran, wie das Verhältniß des Kernholzes zum Splinte und in noch höherem Maaße manche knochenartig harte Samenhüllen, z. B. das Pericarpium von Lithospermum, in welchem viel Kalk enthalten ist, die Epidermis von Equisetum und Calamus, in welche eine große Menge von Kieselerde eingelagert ist, beweisen. Eine genaue Kenntniß dieser Verhältnisse fehlt uns jedoch trotz der zahllosen Aschenanalysen, welche wir besitzen, da diese den Aschengehalt des Zelleninhalts und der Zellenmembran zusammen angeben.

Nicht weniger allgemein als die Einlagerung von unorganischen Verbindungen ist die von organischen Substanzen, wenigstens in einzelnen Schichten der Zellmembran. Unter diesen sind stickstoffhaltige Verbindungen wohl die verbreitetsten. Es finden sich dieselben in den Membranen der erst in der Entwickelung begriffenen Zellen noch nicht, denn diese werden von Jodtinctur nicht gelb gefärbt, dagegen findet man kaum eine erwachsene Zelle, bei welcher dieses nicht der Fall ist. Daß diese stickstoffhaltigen Verbindungen in vielen Fällen, namentlich bei den Zellen des Holzes zu der Reihe der Proteinverbindungen gehören, dafür hat man (wie Mulder zeigte) in der violetten Färbung, welche Salzsäure nach längerer Einwirkung hervorruft, und in der gelben Färbung, welche Ammoniak nach vorgängiger Einwirkung von Salpetersäure erzeugt, den Beweis. Aus der Anwesenheit dieser Verbindungen ist erklärlich, daß, nach Chevandier's Analysen, das Holz 0,67 bis 1,52 Proc. Stickstoff enthält. Je dunkler gelb sich eine Zellmembran mit Stickstoff färbt, desto mehr widersteht sie der Einwirkung von Schwefelsäure und desto schwieriger ruft diese in Verbindung mit Jod in derselben eine blaue Färbung hervor. Bei den meisten Parenchymzellen, namentlich bei den dünnwandigen, tritt diese blaue Färbung gewöhnlich so intensiv ein, daß die anfänglich gelbe Färbung völlig verschwindet, bei den dickwandigen Zellen, besonders denen des Holzes, wird dagegen häufig die starke gelbe Färbung nicht völlig verdrängt, und es nimmt die Farbe einen schmutziggrünen Ton an, bei anderen endlich wird gar keine blaue Farbe hervorgerufen und es leistet die Membran selbst concentrirter Schwefelsäure einen solchen Widerstand, daß sie entweder nur schwach aufquillt oder auch ganz unverändert bleibt und sich nur tief braun färbt, wie dieses namentlich bei der nach außen gewendeten Schichte der Epidermiszellen und der äußersten Schichte beinahe aller erwachsener Zellen, namentlich derer des Holzes, der Fall ist. Diese äußerste Schichte kann sehr leicht für die primäre Membran der Zelle gehalten werden; sie ist aber in der Regel aus mehreren über einander liegenden Lamellen zusammengesetzt und häufig enthält sie die äußersten Endigungen der Tüpfelcanäle (Fig. 44), woraus deutlich erhellt, daß sie in anatomischem Sinne keine bestimmte Membran ist, sondern daß sie aus der primären Membran und einigen Schichten, die den secundären Ablagerungen angehören und welche die gleiche

Fig. 44.

Baſtzelle von Cocos botryophora. a. primäre Membran b. secundäre, stark incrustirte Schichten. c. c. die übrigen secundären Schichten.



chemische Metamorphose, wie die primäre Membran selbst, erlitten haben, zusammengesetzt ist.

Neben den stickstoffhaltigen Verbindungen und den in vielen Zellen, namentlich in denen des Holzes, verbreiteten Farbstoffen, findet sich in den Membranen einer großen Anzahl von Zellen noch eine Reihe von stickstofffreien Verbindungen, welche bald eine von der Cellulose abweichende Zusammensetzung haben, bald mit ihr isomer sind. Verbindungen der ersteren Art, in welchen der Kohlenstoff und noch mehr der Wasserstoff in relativ größerer Menge, als in der Cellulose, enthalten sind, finden sich in den Zellmembranen des ausgebildeten Holzes, weßhalb alle früheren Elementaranalysen des Holzes ein falsches Resultat gaben, da man das Gemenge der verschiedenen, die Zellen des Holzes bildenden Verbindungen für eine einfache Verbindung (die sogenannte Holzfaser) hielt.

Wenn es von allen in ihrer Zusammensetzung von der Cellulose abweichenden Verbindungen unzweifelhaft ist, daß dieselben Einlagerungen in der aus Cellulose bestehenden Zellmembran bilden, welche sich erst nach der Entstehung derselben in ihr absetzen, so ist es dagegen in Hinsicht auf solche Verbindungen, welche, wie die Cellulose, aus Kohle und den Bestandtheilen des Wassers bestehen und welche mit der Cellulose isomer sind oder vielleicht nur durch einen geringeren Wassergehalt von ihr verschieden sind, zweifelhaft, ob sie ebenfalls als Ablagerungen in der Cellulose anzusehen sind, oder ob sie die Cellulose ersetzen und die Zellmembran selbst oder wenigstens einzelne Schichten derselben bilden. In dieser Hinsicht bieten namentlich die Zellen vieler niederen Gewächse Zweifel dar, z. B. die Zellen vieler Lichenen, wie von Cetraria islandica, welche sich theilweise im heißen Wasser auflösen und eine dem Amylum ähnliche Substanz liefern, ferner die Zellen vieler Algen, wie Sphaerococcus crispus, welche beim Kochen Schleim liefern und von welchen Kützing (Phycologia generalis. 32.) annahm, sie bestehen aus einer eigenthümlichen Verbindung, welche er Phytogelin nannte. In allen diesen Fällen wissen wir nicht mit einiger Sicherheit anzugeben, ob und welchen Antheil die Cellulose an der Bildung dieser Membranen nimmt, und ebenso wenig, ob unorganische Verbindungen mit der Zellwandung verbunden sind, welche modificirend auf ihre Eigenschaften einwirken könnten. In ebenderselben Ungewißheit sind wir in Hinsicht auf die Verschiedenheiten, welche jugendliche Zellen von ihrem späteren Zustande unterscheiden. Die Membran der ersteren schwillt nämlich in Wasser stark auf und färbt sich mit Jod allein nicht (wohl aber mit Jod und Schwefelsäure) blau. Ob man nun anzunehmen hat, daß sich die Verbindung, aus welcher die jugendliche Zellmembran besteht, von der Cellulose wesentlich unterscheidet und bei vorschreitender Entwickelung der Zelle eine chemische Metamorphose, eine Umsetzung ihrer Bestandtheile und dergl. erleidet, oder ob ein Ersatz derselben durch Cellulose stattfindet, oder ob beide als die gleiche Verbindung zu betrachten sind und nur durch geringe Verschiedenheiten ihres Aggregationszustandes sich unterscheiden, oder ob die Verschiedenheiten in Einlagerungen verschiedener fremder Verbindungen begründet sind, hierüber eine bestimmte Meinung auszusprechen, fehlt es bis jetzt an jeder bestimmten Thatsache. Das Gleiche tritt in Beziehung auf die Substanz solcher Zellen ein, welche sich schon auf die Einwirkung einer schwachen Jodtinctur mit derselben Leichtigkeit wie Amylum blau färben, sich aber vom Amylum durch ihr Verhalten zum warmen Wasser unterscheiden, wie dieses bei den Zellen des hornartigen Albumens

vieler Pflanzen, z. B. von Cyclamen, bei den Zellen des Embryo von Schotia u. s. w. der Fall ist (vgl. Ueber d. blaue Färbung d. vegetab. Zellmembran durch Jod, in meinen Verm. Schrift. 335).

Anmerk. 1. Es ist das Verdienst von Payen (Mémoires sur les développements des végétaux. 1844), nachgewiesen zu haben, daß die Substanz aller Zellen von der höchsten Pflanze bis zu den Pilzen abwärts, wenn sie von fremden Einlagerungen gereinigt ist, die gleiche Zusammensetzung zeigt und bei der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure die blaue Färbung der Cellulose annimmt. Nach seiner Ansicht findet sich in jugendlichen Membranen die Cellulose in ziemlich reinem Zustande, die Membranen der älteren Zellen sind dagegen mehr oder weniger mit fremden, organischen und unorganischen Verbindungen (welche er incrustirende Substanzen nannte) verbunden, durch deren Anwesenheit die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Zellmembran Abänderungen erleiden. Diese incrustirenden Substanzen können durch Behandlung der Pflanzengewebe mit Säuren, Ammoniak, Alkohol, Aether u. s. w. mehr oder weniger vollständig aus den Membranen ausgezogen werden. So finden sich nach seiner Angabe in der Cuticula stickstoffhaltige Substanzen und Kieselerde, in den dickwandigen Epidermiszellen der Cacteen Pectate und Pectinate von Kalk und von Alkalien, in den Zellen der Lichenen und Algen Inulin, in den harten, der Politur fähigen Holzzellen drei bis vier Verbindungen, welche Payen mit den Namen Lignose, Lignone, Lignin und Lignireose bezeichnete, Substanzen, welche an Kohlenstoff und Wasserstoff reicher als die Cellulose sind.

Anmerk. 2. Sehr ausführliche Untersuchungen über die chemischen Verhältnisse der Wandungen der Elementarorgane verdanken wir Mulder (Versuch einer physiol. Chemie). Auch er gelangte, wie Payen, zu dem Resultate, daß die Membran aller jugendlichen Organe aus Cellulose (deren Formel er zu $C^{24}H^{18}O^{21}$ bestimmte) in beinahe reinem Zustande bestehe; über die Veränderungen dagegen, welche die Membranen im Laufe der Zeit erleiden, stellte er durchaus abweichende Ansichten auf. Er geht hierbei von dem Grundsatze aus, daß eine bestimmte Schichte eines Elementarorganes, welche sich mit Jod und Schwefelsäure nicht blau färbe, keine Cellulose enthalte, daß deßhalb, wenn dieselbe Schichte bereits in dem jugendlichen Elementarorgane als aus Cellulose bestehend nachgewiesen werden kann, die Cellulose durch andere Verbindungen verdrängt worden sei, oder daß sie, wenn diese Entstehung aus einer Celluloseschicht nicht nachzuweisen ist, von späterer Entstehung sei und von Anfang an aus einer anderen Verbindung bestanden habe. Auf diese Weise kommt er zu dem Schlusse, daß die Membran der Elementarorgane auf dreifache Weise in die Dicke wachse. 1) Durch Ablagerung der jüngeren Schichten auf der inneren Seite der Membran; dieses finde bei den Gefäßen und auf eine jedoch zweifelhafte Weise bei den verdickten Markzellen von Hoya carnosa statt. 2) Durch Ablagerung von Schichten auf der äußeren Seite der Elementarorgane, was im Allgemeinen bei den Zellen stattfinde; bei den Parenchymzellen sollen sich im Allgemeinen nur Schichten gleicher Art absetzen, bei den Holzzellen dagegen zuerst eine äußere Haut, und später sollen sich zwischen dieser und der primären inneren Membran mittlere Schichten, oft von bedeutender Dicke, bilden. 3) Lagere sich bei manchen Zellen (im hornartigen Albumen von Phytelephas, Iris und bei den sogenannten Collenchymzellen) die neue Substanz in die Zellenwandung selbst ab, weßhalb diese nicht geschichtet sei. Die Beschaffenheit dieser verschiedenen Ablagerungen wird als eine sehr mannigfache dargestellt. Als bloß infiltrirter Stoff, welcher an der Bildung der Zellwandung selbst keinen Theil nimmt, wird Protein nachgewiesen, welches in der jugendlichen Zellmembran ganz fehlt oder nur in Spuren vorhanden ist, dagegen sich in der mittleren Substanz aller alten Holzzellen und der meisten alten Markzellen, jedoch nicht in den Rindenzellen und Collenchymzellen findet. Als Verbindungen, welche bestimmte Schichten der Elementarorgane bilden, werden vorzugsweise folgende aufgestellt. Mittlere Holzsubstanz (deren Formel zu $C^{40}H^{36}O^{20}$ angegeben wird), eine Verbindung, welche sich mit Jod und Schwefelsäure gelb färbt, in schwacher Säure aufquillt, in stärker sich auflöst; sie verdrängt in den secundären Schichten der Gefäße allmälig die Cellulose mehr oder weniger vollständig, bildet die äußeren Schichten der Markzellen und die mittleren der Holzzellen, in welchen sie, je weiter die Schichten nach innen zu liegen, desto inniger sich mit der Cellulose verbindet. Aeußere Holzsubstanz, welche sich mit Jod und Schwefelsäure braun färbt und sich in der letzteren nicht auflöst; es wird für wahrscheinlich erklärt, daß sie mit der mittleren Holzsubstanz isomer ist, sich aber (wie die Holzsubstanz des Putamens harter Früchte)

Digitized by Google

von der letzteren durch einen Gehalt an Ulmin unterscheide. Sie bildet die äußere Schichte der Holzzellen, der Treppengänge und getüpfelten Gefäße. Außer diesen allgemeiner verbreiteten Verbindungen sollen ferner noch in geringerer Verbreitung eigenthümliche, näher noch nicht vollkommen charakterisirte Verbindungen vorkommen, von denen die eine die Cuticula, die andere die Zellen des Korkes, eine andere die Zellen des hornartigen Albumens von Iris und Alstroemeria bildet. Als incrustirende, in die Zellwandung selbst aufgenommene Verbindungen werden betrachtet, Pectose bei den Zellen des Collenchyms, des Apfels u. s. w., Amylum bei Cetraria islandica, Pflanzenschleim bei Sphaerococcus crispus, eine eigene mit der Cellulose isomere Substanz in den Albumenzellen von Phytelephas.

Gegen diese Darstellung Mulder's, daß ein großer Theil der die Membranen zusammensetzenden Schichten von Anfang an aus anderen Verbindungen, als aus Cellulose bestehen und gegen die aus diesem Satze abgeleitet: Altersfolge der verschiedenen Schichten (welche ich schon oben vom anatomischen Standpunkte aus besprochen habe) mußte ich mich in Folge meiner Untersuchungen aufs Bestimmteste aussprechen (Untersuchung der Frage: bildet die Cellulose die Grundlage sämmtlicher veget. Membranen? Botan. Zeit. 1847, 497). Ich fand, daß die Anwendung von Jod und Schwefelsäure, auf welche Mulder ein so unbedingtes Zutrauen setzte, ein im höchsten Grade unsicheres Mittel ist, um zu entscheiden, ob eine Membran Cellulose enthält oder nicht. Meine Untersuchungen zeigten mir, daß es zur Hervorrufung der blauen Farbe bei nicht stark incrustirten Membranen, z. B. bei den Parenchymzellen saftiger Organe, gar nicht der Mitwirkung von Schwefelsäure bedürfe, sondern daß Jod und Wasser allein hierzu fähig sind, daß dagegen bei erwachsenen und erhärteten Zellen bald nur die primäre Membran, bald auch ein größerer oder kleinerer Theil der secundären Schichten in Folge von Ablagerungen von fremden Substanzen in denselben die Fähigkeit, von Jod und Schwefelsäure blau gefärbt zu werden, gänzlich verloren haben, ungeachtet sie noch immer aus Cellulose bestehen, und daß nach Zerstörung dieser eingelagerten Substanzen Jod allein in allen Membranen sehr leicht eine blaue Färbung hervorruft. Die Mittel, welche ich zur Entfernung der eingelagerten Substanzen anwendete, sind das caustische Kali und die Salpetersäure. Das erstere zeigte sich bei den die Oberfläche der Pflanzen bildenden Zellen (Epidermiszellen, Periderma, Kork) am wirksamsten; eine 24 — 48stündige, in starker Kalilauge bei gewöhnlicher Temperatur vorgenommene Maceration bewirkt, daß in allen diesen Zellen Jod eine reine blaue Farbe hervorruft. Bei den im Innern der Pflanze gelegenen Elementarorganen ist die Anwendung des Kali's weniger wirksam, dagegen entspricht die Anwendung von Salpetersäure dem beabsichtigten Zwecke immer vollkommen, wenn man das Präparat entweder längere Zeit hindurch bei gewöhnlicher Temperatur in verdünnter Säure macerirt, oder dasselbe in einer Säure von mittlerer Stärke so lange kocht, bis die gelbe Färbung, welche dasselbe zuerst annimmt, wieder verschwindet. Nach dieser Behandlung färben sich sämmtliche Schichten aller Elementarorgane mit Jod schön blau, auch wenn sie vor der Behandlung mit Salpetersäure der Einwirkung von Schwefelsäure einen noch so großen Widerstand leisteten, wie dieses z. B. bei der äußeren Membran der Holzzellen und der Gefäße und bei den braunen Zellen in dem Umkreise der Gefäßbündel der Farne der Fall ist. Nach diesen Erfahrungen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Cellulose die Grundlage aller Membranen der höheren Gewächse bildet, daß die mehr oder weniger große Resistenz vieler Membranen gegen die gemeinschaftliche Einwirkung von Jod und Schwefelsäure in eingelagerten fremdartigen Verbindungen begründet ist, und daß die von Mulder als eigenthümliche Verbindungen betrachtete Substanz der Cuticula, des Korkes, die äußere und die mittlere Holzsubstanz Verbindungen von Cellulose mit fremden Einlagerungen sind. Welcher Art diese Einlagerungen sind, welche die Reaction der Cellulose verhindern, müssen künftige Untersuchungen der Chemiker entscheiden.

Anmerk. 3. Auf einen gänzlich verschiedenen Standpunkt stellte sich Schleiden (Ueber d. Amyloid. Beiträge I. 168. Einige Bemerkungen über d. veget. Membranenstoff. Beitr. I. 172). Ohne Rücksicht darauf zu nehmen, daß die Zellwandungen nicht aus Einer chemischen Verbindung bestehen, sondern daß sich eine Reihe von Substanzen in ihnen ablagern, welche Einfluß auf ihre Eigenschaften haben können, hält er die Verschiedenheiten, welche man an den Zellmembranen beobachtet, unbedingt für einen Beweis von Verschiedenheit der dieselben bildenden Substanzen und glaubt, die von den Chemikern unterschiedenen, die Reihe der Kohlenhydrate bildenden Verbindungen seien nur eine ganz dürftige Auswahl von

Digitized by Google

der unendlichen Mannigfaltigkeit der in der Pflanze vorkommenden, diese Reihe bildenden Verbindungen. Nach seiner Ansicht bildet die Pflanze einen Grundstoff, der in Hinsicht auf seine Elementarzusammensetzung derselbe bleibe, aber durch innere unmerkliche Veränderungen und zum Theil auch durch Vermehrung oder Verminderung des chemisch gebundenen Wassers unendlicher Modificationen fähig sei, deren nächste Glieder für uns unmerklich verschieden seien, deren unterstes Glied Zucker, deren höchstes der völlig ausgebildete Membranenstoff sei, eine Reihe, deren Glieder von unten nach oben immer unauflöslicher im Wasser werden. Es werden aus dieser Reihe vorzugsweise drei Verbindungen, welche Zellmembranen bilden, nach ihrem Verhalten zu Jod und Wasser näher charakterisirt. 1) Cellulose, von welcher angegeben wird, daß sie sich in reinem Zustande mit Jod nicht färbe (Grundz. der wiss. Bot., 3. Aufl. I 172), was entschieden falsch ist. 2) Amyloid; unter diesem Namen versteht Schleiden eine von ihm und Vogel aufgestellte Substanz, aus welcher die hornartigen Zellen der Cotyledonen von Schotia, Hymenaea, Mucuna, Tamarindus, die sich mit Jod leicht blau färben, bestehen. Nach seiner Angabe löst sich das Amyloid in kochendem Wasser auf, und seine Verbindung mit Jod soll sich mit goldgelber Farbe in Wasser auflösen. Das letztere ist entschieden falsch, und was das erstere betrifft, so giebt Schleiden selbst an (Beitr. I. 167), es hätten sich selbst nach 12stündigem Kochen nur die mittleren Schichten aufgelöst, und es sei das ganze Zellgewebe zurückgeblieben. 3) Pflanzengallerte. Unter diesem Namen fasst Schleiden eine Reihe von Verbindungen, welche die Chemiker unter verschiedenen Namen (Bassorin, Cerasin, Pectin, Gelin u. s. w.) aufführen, wegen ihrer Eigenschaft in Wasser stark aufzuschwellen und sich nicht mit Jod zu färben, zusammen. Er schreibt dieser Substanz die Eigenschaft zu, sich allmälig in kaltem Wasser zu vertheilen und glaubt, daß viele Pflanzenzellen aus dieser Substanz bestehen, und daß sie auf der einen Seite in Cellulose (durch die Zellen der Fucaceen) auf der anderen Seite in Amyloid (bei manchen Arten des hornartigen Albumens) übergehe. Daß die anatomischen Grundlagen, auf welchen diese Theorie beruht, richtig sind, unterliegt keinem Zweifel, wenn wir die Angabe, daß sich Cellulose mit Jod nicht färbe, und daß es Zellen gebe, die sich im Wasser auflösen, ausnehmen. Dagegen kann es eben so wenig einem Zweifel unterliegen, daß diese ganze Darstellung der unendlichen Mannigfaltigkeit der neutralen Kohlenhydrate und die Unterscheidung derselben nach ihrem größeren oder geringeren Aufschwellen in Wasser und nach ihrer größeren oder geringeren Leichtigkeit sich mit Jod zu färben, bloß dann als begründet angesehen werden könnte, wenn bewiesen wäre, daß der Substanz der Pflanzenzellen diese Eigenschaften im reinen Zustande zukommen, und daß diese Verschiedenheiten nicht durch fremde Einlagerungen veranlaßt sind. Da nun aber dieser Beweis nicht bloß fehlt, sondern da im Gegentheil die bestimmtesten Beweise dafür vorhanden sind, daß die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Pflanzenmembranen durch eingelagerte Stoffe im höchsten Grade modificirt werden können, so fehlt der Schleiden'schen Ansicht jede solide Grundlage.

D. Die Zellen in ihrer gegenseitigen Verbindung.

Wenn wir von den niedersten Gewächsen und bei den höher organisirten Pflanzen von den Sporen und Pollenkörnern absehen, so kommen die Zellen nicht isolirt, sondern in größerer Zahl zu zusammenhängenden Massen verwachsen vor; sie bilden auf diese Weise das sogenannte Zellgewebe, contextus cellulosus (Parenchym oder Prosenchym, je nachdem es aus parenchymatosen oder prosenchymatosen Zellen besteht).

Aus der Bildung der Zelle, als einer ringsum geschlossenen, aus einer besonderen Membran gebildeten Blase, geht hervor, daß beim Zellgewebe die Scheidewände zwischen je zwei Zellhöhlungen nothwendigerweise aus einer doppelten Membran bestehen müssen, auch läßt sich dieses mittelst des Mikroskopes bei allen dickwandigen Zellen in Beziehung auf die secundären Zellschichten, mit Leichtigkeit beobachten, indem man deutlich sieht, daß die einzelnen Schichten der Membranen die Zellhöhlungen concentrisch umge-

Digitized by Google

ben und daß die secundären Schichten der einzelnen Zellen durch die primäre Membran von einander geschieden sind.

Anmerk. Die Gränze zwischen zwei Zellen zu bestimmen, ist lange nicht so einfach, als es auf den ersten Blick zu sein scheint. Früher, als man auf schwächere und minder vollkommene Vergrößerungen beschränkt war, erschien die Durchschnittsfläche der primären Zellmembran als eine so schmale Linie, daß sie für die Gränzlinie zweier benachbarter Zellen gehalten und als solche abgebildet wurde. Später, als die Kenntniß des Zellenbaues weiter vorgeschritten war, die primäre Membran von den secundären Schichten unterschieden wurde und die äußerste Schichte der Zellmembran unter den stärkeren Vergrößerungen mit deutlich sichtbarer Breitenausdehnung gesehen wurde, blieb die Vorstellung einer leicht sichtbaren Gränzlinie zwischen den beiden mit einander verwachsenen Zellen, und eine solche wurde auch gezeichnet. Dieses war, wie Hartig mit Recht bemerkte, unrichtig, denn unsere Mikroskope zeigen zwischen den mit einander verwachsenen primaren Membranen keine Gränzlinie (vergleiche Figur 21, 22, 25, 32, 44). Wenn Hartig hieraus den Schluß zieht, daß überhaupt keine Gränze existire, und daß die äußere Membran beiden Zellen gemeinschaftlich sei, so ist dieser Schluß zu rasch. Die Unmöglichkeit, mittelst unserer Mikroskope eine Gränzlinie zu sehen, berechtigt vorerst zu nichts weiter, als zu der Vermuthung, daß unsere gegenwärtigen Instrumente hierzu noch zu unvollkommen sind. Daß unter diesen Umständen über die Art, wie die Zellen verbunden sind, nichts Näheres ausgemittelt ist, versteht sich von selbst.

Die miteinander verwachsenen Zellen lassen sich von einander trennen; bei sehr saftigen Geweben, wie beim Parenchym vieler saftigen Früchte, reicht häufig ein leichter Druck hierzu hin; bei etwas festeren Geweben wird oft durch Kochen in Wasser oder durchs Gefrieren die Verbindung der Zellen so gelockert, daß eine Trennung derselben leicht erfolgt, bei sehr festen Geweben ist dagegen lange Maceration in Wasser oder ein kurzes Kochen in Salpetersäure hierzu nöthig. Man könnte glauben, durch diese Trennung der Zellen das Gedoppeltsein der äußern Membran leicht nachweisen zu können, allein mit Unrecht; ich fand nämlich, daß die äußere Membran, wo sie deutlich erkennbar war, sich dabei nicht in zwei Blätter spaltete, sondern in Stücke zerriß, welche bald der einen, bald der andern Zelle anhingen, so daß die getrennten Zellen großentheils nur aus den secundären Schichten bestanden.

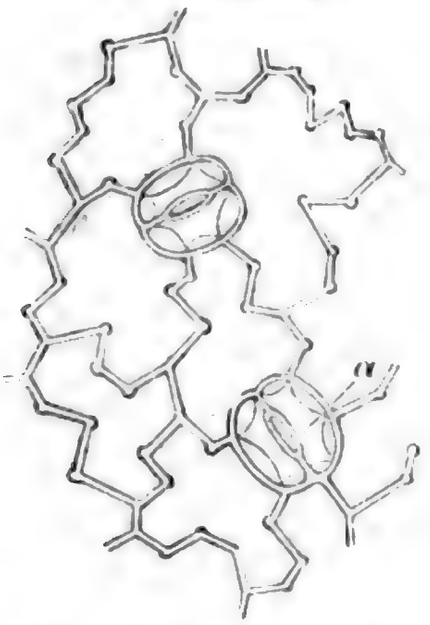
Es wurde schon oben bei der Beschreibung der Form der Zellen bemerkt, daß nur in verhältnißmäßig seltenen Fällen die ebenen Flächen derselben mit scharfen Kanten zusammenstoßen, indem meistens die Ecken und Kanten der Zellen abgerundet seien. Eine nothwendige Folge dieses Verhältnisses ist es, daß die Zellen meistens nicht mittelst ihrer ganzen Oberfläche untereinander verwachsen sind, sondern leere Räume zwischen sich lassen, welche unter der Form von dreieckigen, der eigenen Wandung entbehrenden Canälen längs der Kanten der Zellen verlaufen, an den Ecken derselben sich in einander einmünden und so ein durch die ganze Pflanze verzweigtes Netz von engeren und weiteren Röhren bilden, welche den Namen der Intercellulargänge erhalten haben (vergl. Fig. 16, 17). In der lebenden Pflanze sind sie, wenige Fälle ausgenommen, mit Luft gefüllt.

Intercellulargänge finden sich meistens zwischen den parenchymatosen Zellen; dagegen fehlen sie häufig im Prosenchyme oder sind wenigstens, wenn sie vorhanden sind, sehr enge. An der Oberfläche der Pflanze sind sie an den meisten Stellen abgeschlossen, indem die Parenchymzellen, welche die äußerste Schichte der Pflanze bilden, im Allgemeinen und ohne Ausnahme bei allen unter der Erde und im Wasser wachsenden Theilen an ih-

Digitized by Google

ren Ecken genau an einander schließen; dagegen finden sich bei den meisten der Luft ausgesetzten Organen, vorzugsweise auf der unteren Seite der Blätter kleine, von halbmondförmig gekrümmten Zellen umgebene Oeffnungen, Spaltöffnungen, stomata, Fig. 45, durch welche eine offene Communication der in den Intercellulargängen enthaltenen Luft mit der Atmosphäre vermittelt wird.

Fig. 45.
Epidermis von der unteren Blattseite von Helleborus foetidus.
a. Spaltöffnung.



Je regelmäßiger polyedrisch die Zellen sind, desto mehr nehmen die Intercellulargänge die Form von regelmäßigen, engen Canälen an (vergl. Fig. 17); je mehr sie dagegen eine kugelförmige Gestalt besitzen (Fig. 16) und in noch höherem Grade, je mehr sie in Folge eines ungleichförmigen Wachsthumes sich der Form der sternförmigen Zelle nähern (Fig. 20), desto mehr nehmen die Intercellulargänge die Form von unregelmäßigen Lücken an und desto schwammiger wird das Gewebe der aus solchen Zellen gebildeten Organe, indem der von den Intercellulargängen eingenommene Raum dem von den Zellen erfüllten mehr und mehr gleich wird oder ihn auch in den äußersten Fällen um das Vielfache übertrifft. Ein solches im minderen Grade schwammiges Gewebe bildet die untere Seite des Blattes, die Blumenkronen, ein im hohen Grade ausgebildetes das Mark von Juncus effusus.

In andern Fällen erweitern sich die zwischen regelmäßigen polyedrischen Zellen liegenden Intercellulargänge an einzelnen Stellen zu größeren Höhlungen oder zu langen Canälen, welche letzteren häufig von Strecke zu Strecke durch Scheidewände, welche aus sternförmigen Zellen bestehen, unterbrochen sind. Es ist dieses im Stamme und dem Blattstiele vieler Wasser- und Sumpfpflanzen der Fall, in welchen die weiten, regelmäßigen Luftcanäle oft nur durch eine einzige Schichte von Parenchymzellen von einander getrennt sind; auch liegt unter jeder Spaltöffnung eine rundliche Luft-höhle (Athmungshöhle). In andern Fällen dienen solche Canäle und Höhlen als Behälter eigenthümlicher, von den benachbarten Zellen ausgeschiedener Flüssigkeiten, z. B. von Balsamen bei den Coniferen, von ätherischem Oele bei den Umbelliferen, Aurantiaceen ꝛc., von Gummi bei den Linden, Cycadeen, von Milchsaft bei Rhus.

In manchen Fällen werden die zwischen den Zellen befindlichen Räume von einem festen Stoffe, der Intercellularsubstanz, ausgefüllt, welche von den Zellen auf ihrer äußeren Fläche ausgeschieden wird, zuweilen nur auf eine unvollständige Weise die Intercellulargänge ausfüllt, gewöhnlich aber in denselben eine dichte Masse bildet und ihr Lumen völlig verschließt. In auffallender Menge kommt dieselbe im Gewebe mancher Algen, namentlich der Fucoideen, der Nostochinen, in der Corticalschichte vieler Flechten, im Albumen mancher Leguminosen, z. B. von Sophora japonica (Fig. 46, s. f. S.), Gleditschia vor. In geringerer Menge und deßhalb schwerer erkennbar findet sie sich häufig in den Intercellu-

Digitized by Google

largängen des Holzes, z. B. von Pinus (Fig. 32), Buxus, so wie in den Intercellulargängen der Rinde. Die Masse, aus welcher die Intercellularsubstanz besteht, hat gewöhnlich eine so große Aehnlichkeit mit der Substanz der Zellwandungen, zwischen welchen sie liegt, daß man in der Anwendung von Reagentien, z. B. von Jod und Schwefelsäure, keine sicheren Mittel besitzt, um sie von der Zellmembran scharf unterscheiden zu können; in andern Fällen ist aber die Gränzlinie zwischen beiden scharf gezogen.

Eine analoge, unter der Form einer Membran erscheinende abgesonderte Schichte kommt an der Oberfläche der frei liegenden Zellen vor; dieselbe besitzt nach Art der äußersten Membran der Holzzellen die Eigenschaft, der Auflösung durch Schwefelsäure hartnäckig zu widerstehen. Es gehört hierher die äußere Membran der Sporen und Pollenkörner und die Cuticula (Fig. 47, *a*), welche unter der Form einer zusammenhängen-

Fig. 46.

Durchschnitt durch das Albumen von Sophora japonica. *a*. Intercellularsubstanz *b*. Zellhöhlung.

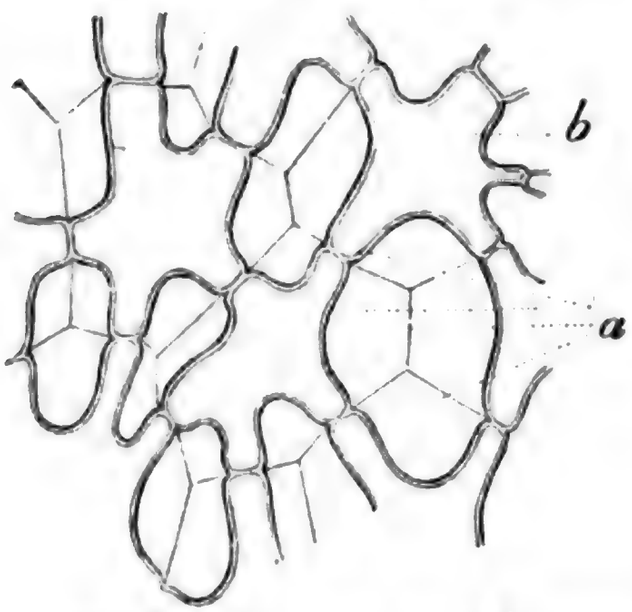
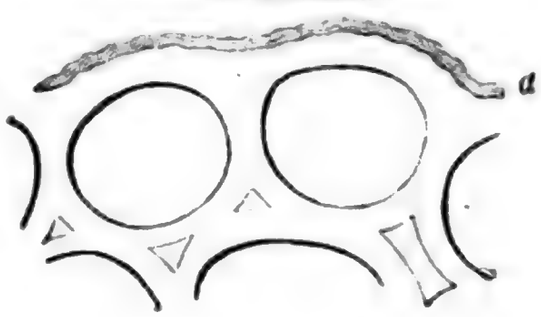


Fig. 47.

Epidermiszellen des Blattes von Helleborus foetidus. — *a*. Cuticula.



den Membran die ganze der Luft ausgesetzte Oberfläche der höheren Pflanzen überzieht.

Anmerk. Als ich die Lehre von der Intercellularsubstanz aufstellte (Erläuterung und Vertheidigung meiner Ansicht von der Structur der Pflanzensubstanz. 1836), schien mir dieselbe eine weit größere Bedeutung für den pflanzlichen Organismus zu besitzen, als sich später bei genauerer Untersuchung dieser Substanz selbst und bei näherer Erforschung der Zellenentwickelung herausstellte. Ich verkannte nämlich, daß die Intercellularsubstanz ein Product der Zellen ist, und glaubte in ihr eine allgemein verbreitete Masse entdeckt zu haben, in welche die Zellen eingebettet seien, und welche in vielen Fällen der Bildung der Zellen vorausgehe. Das Verhältniß ist aber in den meisten Fällen entschieden das umgekehrte; sicher ermittelt ist jedoch noch nicht, ob nicht in einzelnen Fällen, z. B. beim Albumen von Schizolobium excelsum (vergl. Schleiden über das Albumen in Nov. act. natur. curios. T. XIX. P. II. Tab. XLIII. Fig. 55.) Zellen und Intercellularsubstanz neben einander entstehen, worüber sich, da es ganz an Beobachtungen über die Entwickelung fehlt, für jetzt nichts bestimmen läßt.

In sehr vielen Fällen ist es außerordentlich schwierig, die Intercellularsubstanz von der Zellwandung zu unterscheiden. In dieser Hinsicht ist meine Ansicht von der mancher anderer Beobachter, z. B. Schleiden's, in manchen Fällen verschieden, namentlich in Beziehung auf den Bau der in Wasser gallertartig anschwellenden Zellen (der sogenannten Collenchymzellen), welche in der äußeren Rindenschicht vieler Pflanzen, z. B. bei Cucurbita Pepo, Beta vulgaris (Fig. 48) liegen,

Digitized by Google

bei welchen meiner Ansicht nach die anschwellenden Parthien (*a*) der Zellmembran angehören und aus secundären Schichten gebildet sind, welche in den Ecken der Zellen abgelagert sind, wogegen nach der früher von mir ausgesprochenen und noch von Schleiden vertheidigten Ansicht die Zellen gleichförmig dicke Wandungen besitzen, und die zwischen ihren Ecken liegende geschichtete Masse als Intercellularsubstanz zu betrachten ist. In solchen schwierigen Fällen ist es am besten, die Zellen in Salzsäure aufquellen zu lassen, um die Schichtung ihrer Membran deutlicher zu machen, und so die Lage der primären Membran zu ermitteln (Fig. 49).

Fig. 48.

Collenchymzellen aus dem Stamme von Beta vulgaris. In den Ecken der Zellen ist die Substanz ihrer Membran (*a*) sehr hygroskopisch und schwillt in Wasser gallertartig an.

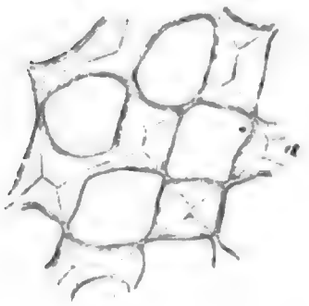
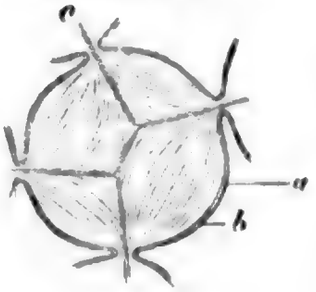


Fig. 49.

Der Vereinigungspunkt von vier Zellen von Beta in Salzsäure aufgequollen. Man erkennt eine die Zellhöhlung begränzende gleichförmig dicke tertiäre dicke Schichte (*b*), die gallertartigen secundären Schichten (*a*) und die primäre Membran (*c*).



Unger suchte in der neueren Zeit (Bot. Zeit 1847, 289) nachzuweisen, daß die Entstehung der Intercellularsubstanz und der Zellen gleichzeitig sei. Die von ihm angeführten Gründe scheinen mir nicht beweisend zu sein. Beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse läßt sich jedoch hierüber sehr wenig sagen; die ganze Lehre von der Intercellularsubstanz bedarf durchaus neuer Untersuchungen.

Höchst auffallende Verhältnisse zeigen sich bei der auf der Oberfläche der Zellen ausgeschiedenen Membran, indem zwar keine innere Organisation, Zusammensetzung aus verschiedenen Schichten in derselben erkannt werden kann, dieselbe dagegen sehr häufig auf eine sehr verwickelte Weise mit netzartig verbundenen hervorragenden Leisten, mit geraden oder wellenförmig gekrümmten Linien, körnigen und stachligen Hervorragungen besetzt ist, wie dieses auf die mannigfaltigste und zierlichste Weise bei vielen Sporen und Pollenkörnern der Fall ist. Bei der Cuticula kommen ebenfalls häufig linienförmige Hervorragungen, welche sich in ihrem Verlaufe nicht nach den unterliegenden Zellen richten, vor. Aus welcher chemischen Verbindung diese Membranen bestehen, ist bis jetzt nicht bekannt; Cellulose wurde noch nicht in ihnen gefunden.

Die Cuticula und die unter ihr liegenden Epidermiszellen waren hinsichtlich ihres Baues und ihrer Entstehung Gegenstand vielfacher Discussionen. Wie eine Epidermis, namentlich die auf der oberen Seite lederartiger Blätter liegende (Fig. 50) quer durchschnitten wird, so zeigt sich die nach außen gewendete Wandung ihrer Zellen gewöhnlich weit dicker, als die übrigen Wandungen. Durch Jod und Schwefelsäure wird entweder diese ganze äußere Wandung dunkelgelb gefärbt und auch durch concentrirte Schwefelsäure nicht aufgelöst, während die übrigen Wandungen sich blau färben und in starker Säure auflösen, oder es zeigt die äußere Wandung wenigstens bis auf eine gewisse Tiefe diese Eigenthümlichkeiten, so daß dadurch eine Schichte (Fig. 50. *a*) gebildet wird, welche sich auf eine höchst auffallende Weise von den unterliegenden Zellen unterscheidet, und wenn diese in Schwefelsäure aufgelöst werden, als eine zusammenhängende, scheinbar homogene Membran zurückbleibt. Da nun Ad. Brongniart (Ann. d sc. natur. sec. sér I., 65) entdeckt hatte, daß sich von der äußeren Fläche der Epidermis eine zusammenhängende, nicht aus Zellen zusammengesetzte Membran, welche er Cuticula nannte, durch Maceration ablösen lasse, so schien es natürlich, jene ganze, oft sehr dicke, mit Jod und Schwefelsäure sich braun färbende Schichte für diese Cuticula zu erklären und ihre

Fig. 50.

Epidermiszellen von der oberen Seite des Blattes von Hoya carnosa. — *a*. Der mit Jod sich gelb färbende Theil ihrer Wandungen.

Entstehung einer auf der äußeren Seite der Epidermiszellen stattfindenden Aussonderung zuzuschreiben, von welchem Vorgange Schleiden (Grundzüge ꝛc. Ausg. I. 288) sogar eine detaillirte Beschreibung gab. Diese von Treviranus aufgestellte, von Unger, Harting, Mulder u. s. w. vertheidigte Ansicht ist dagegen grossentheils unrichtig. Diese sogenannte Cuticula besteht nämlich mit Ausnahme einer bei den meisten Pflanzen äußerst dünnen Schichte (Fig. 51 *a*.) aus den verdickten Zellwandungen selbst, welche von einem mit Jod sich braun färbenden Stoffe infiltrirt sind, dem sie ihre Resistenz gegen die Einwirkung der Schwefelsäure verdanken. Entfernt man durch kaustisches Kali diesen Stoff, so ist nicht bloß die Zusammensetzung aus Zellmembranen (Fig. 51 *b*), indem die einzelnen Schichten derselben sichtbar werden, deutlich, sondern es ruft Jod nun auch sehr leicht eine blaue Farbe hervor (Bot. Zeit. 1847. 592). Auf eine ganz unzweifelhafte Weise erkennt man diese Zusammensetzung der sogenannten Cuticula aus Zellmembranen bei der Epidermis eines alten Stammes von Viscum album (Fig. 52); es bestehen hier die Epidermiszellen aus zwei bis drei in einander geschachtelten Generationen, von denen allen die verdickten, nach außen gewendeten Wandungen zu einer die Cuticula zusammensetzenden Membran zusammengeflossen sind (H. M. über die Epidermis v. Viscum album. Bot. Zeit. 1849). Ich nenne diese den Epidermiszellen selbst angehörenden Schichten die Cuticularschichten der Epidermis, zum Unterschiede von der auf der äußeren Seite derselben abgesonderten Masse, der eigentlichen Cuticula, welche sich in kaustischem Kali auflöst, in den meisten Fällen nur einen sehr dünnen Ueberzug über die Epidermiszellen bildet, und nur selten z. B. bei den Zweigen von Ephedra, auf der oberen Blattfläche von Cycas eine Schichte von bedeutenderer Dicke bildet und in welcher noch keine Cellulose nachgewiesen wurde

Fig. 51.

Epidermis der obern Blattreihe von Hoya carnosa mit kaustischem Kali behandelt — *a*. Die sich ablösende Cuticula. *b*. Die aufgequollenen, geschichteten Cuticularschichten der Epidermiszellen

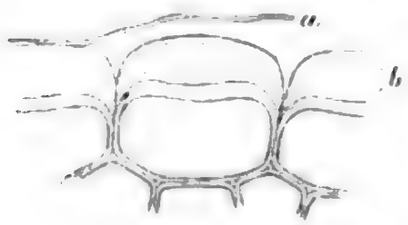
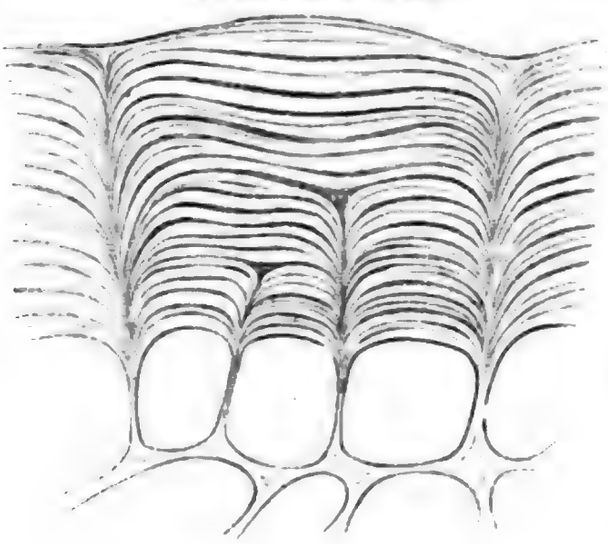


Fig. 52.

Epidermis eines alten Stammes von Viscum album.



E. Inhalt der Zellen.

Eine nur einigermaßen vollständige Darstellung des Inhaltes der Zellen ist beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse eine Unmöglichkeit, indem von der großen Menge der durch den Vegetationsproceß hervorgebrachten organischen Verbindungen, welche beinahe sämmtlich in den Zellen vorkommen, bis jetzt eine nur sehr kleine Zahl in der Pflanze selbst mikroskopisch nachzuweisen ist, da die meisten derselben in Auflösung im Zellsafte und in zu geringer Menge vorkommen, um durch Reagentien sichtbar gemacht werden zu können. Ich muß mich daher auf die Aufführung der in den Zellen vorkommenden organisirten Bildungen und der allgemeiner verbreiteten Stoffe beschränken.

a. Primordialschlauch, Protoplasma und Zellenkern.

In allen jugendlichen Zellen, es mag ihr späterer Inhalt sein, welcher er will, sie mögen auf der Stufe der Zellen stehen bleiben oder sich

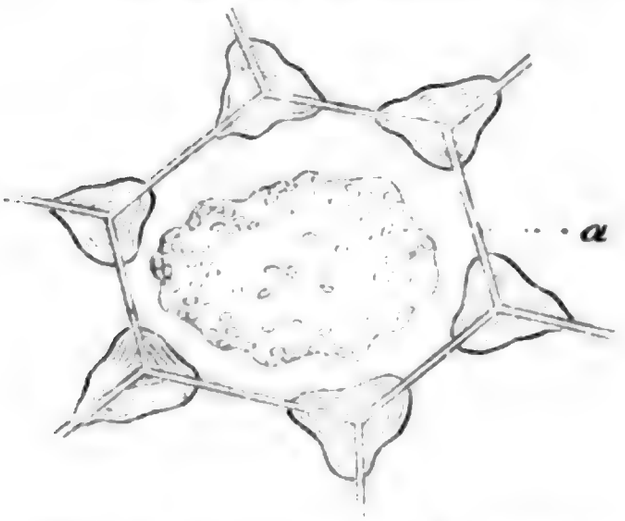
Digitized by Google

in Gefäßschläuche umwandeln, findet sich eine Reihe von Bildungen, welche in den späteren Lebensperioden wieder mehr oder weniger vollständig verschwinden und welche in der nächsten Beziehung zur Entstehung und Ausbildung der jugendlichen Zelle, aber wohl nur in einzelnen Fällen in Beziehung zu ihren späteren Functionen stehen.

Legt man ein aus jugendlichen Zellen bestehendes Gewebe einige Zeit in Alkohol, oder behandelt man dasselbe mit Salzsäure oder Salpetersäure, so löst sich von der innern Wandung der Zelle eine sehr dünne, feinkörnige Membran unter der Form einer geschlossenen Zelle ab, welche sich mehr oder weniger zusammenzieht und damit den gesammten Zelleninhalt, welcher in ihrer Höhle enthalten ist, von der Zellwandung ablöst. Diese innere Zelle (Fig. 53, *a*) nenne ich aus später zu erörternden Gründen den Primordialschlauch, utriculus primordialis (H. Mohl, einige Bemerkungen über den Bau der vegetab. Zelle. Bot. Zeit. 1844. 273.). Jod färbt denselben gelb, er ist also wahrscheinlich immer stickstoffhaltig; nach Mulder läßt sich durch Salzsäure in vielen, aber nicht in allen Fällen Protein in demselben nachweisen. Cellulose ist nicht in ihm aufzufinden, und die Verbindung, aus welcher er besteht, ist bis jetzt unbekannt.

Fig. 53.

Zelle des Blattes von Jungermannia Taylori. — *a*. Der auf die Einwirkung von Alkohol abgelöste Primordialschlauch.



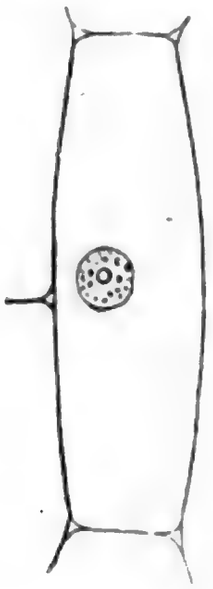
Mit der Verdickung der Wandungen der Gefäße, der Zellen des Holzes, Markes, des innern Theiles der Blattstiele und dicker Blätter verschwindet der Primodialschlauch wieder. Er heftet sich in den meisten Fällen an die Zellwandung fest an und kann anfänglich noch unter der Form eines dünnen körnigen Ueberzuges, der sich mit Jod gelb färbt, aufgefunden werden, wenn die Zellwandung in Schwefelsäure aufgelöst wird; in einzelnen Fällen schien er mir, ohne eine solche feste Verbindung einzugehen, aufgelöst zu werden und vor dem Verschwinden die Form eines unregelmäßigen Netzes von faserähnlichen Streifen anzunehmen. In den Zellen dagegen, in welchen Chlorophyll enthalten ist, also vorzugsweise in den Zellen der Blätter und in denen der fleischigen Rinde von Cacteen, Euphorbien u. s. w. und ebenso in den Zellen vieler Zellenpflanzen, besonders der Algen, erhält sich der Primordialschlauch in voller Integrität ihre ganze Lebensdauer hindurch.

Anmerk. Es war wohl natürlich, daß der Primordialschlauch auch von Andern, ehe ich noch auf die Existenz desselben, als einer ganz allgemein verbreiteten Bildung, aufmerksam machte, gesehen worden war; namentlich hatte Küßing (Linnaea 1841. 546. Phycologia generalis. 38) denselben bei den Algen aufgefunden und als besondere Zellhaut unter dem Namen der Amylidzelle beschrieben. Diesen unpassenden Namen gab er demselben, weil er annahm, es werde seine Substanz durch die Einwirkung von Kali in Amylum verwandelt, was nicht der Fall ist. Karsten hatte denselben in seiner Dissertatio de cella vitali beschrieben, demselben aber eine ganz andere Bedeutung als ich beigelegt, indem er

ihn für eine secundäre Zelle hielt. Nägeli (Zeitschrift f. wissensch. Botanik I. 96) hatte ihn bei den Algen erkannt, allein nicht für eine Membran, sondern für eine Schleimschichte gehalten, eine Ansicht, welche auch Schleiden zu theilen scheint. Gegen diese Ansicht muß ich mich durchaus erklären. Es ist allerdings zwischen einer weichen Membran und einer zusammenhängenden Schleimschichte keine feste Gränze anzugeben, allein eine Schichte, aus welcher (was weiter unten näher beschrieben werden soll) Einfaltungen hervorwachsen, welche den Zelleninhalt zusammenschnüren, ist doch gewiß für eine Haut und nicht für eine Schichte flüssigen Schleims zu erklären.

Im Centrum der jugendlichen Zelle (Fig. 54) liegt mit seltenen Ausnahmen der sogenannte Zellenkern, nucleus cellulae nach Rob. Brown, Cytoblast nach Schleiden (über dessen Entstehung weiter unten bei Betrachtung der Entstehung der Zellen das Nähere gesagt werden wird), welcher gewöhnlich im Verhältnisse zu der Größe der jugendlichen Zelle eine sehr bedeutende Masse besitzt, so daß er in einzelnen Fällen, z. B. in den Zellen gegliederter Haare die Zellhöhlung großentheils ausfüllt. Der übrige Theil der Zelle ist mit einer trüben, zähen, mit Körnchen gemengten Flüssigkeit von weißer Farbe, welche ich Protoplasma nenne (Ueber die Saftbewegung im Innern der Zelle. Bot. Zeit. 1846. 73.), mehr oder weniger dicht gefüllt. Diese mit Jod sich gelb färbende, von Alkohol und Säuren gerinnende Flüssigkeit enthält Eiweiß in reichlicher Menge, weßhalb jugendliche Organe immer sehr reich an Stickstoff sind. Vergrößert sich die Zelle, so wächst ihre Membran in weit stärkerem Verhältnisse als der Zellenkern, welcher sich allerdings häufig eine Zeitlang vergrößert, aber relativ zur Zelle kleiner wird. Mit dieser Vergrößerung der Zelle bilden sich im Protoplasma unregelmäßig vertheilte Lücken, welche anfänglich isolirt sind und sehr häufig auf eine täuschende Weise die Höhlungen von zartwandigen Zellen darzustellen scheinen, später dagegen untereinander vielfach zusammen fließen; das Protoplasma ist nun auf der einen Seite in der Umgebung des Zellenkerns angehäuft, auf der andern Seite überzieht es die innere Seite des Primordialschlauchs, und diese beiden Ansammlungen stehen durch fadenförmige Fortsätze, welche bald einfach, bald verästelt sind, unter einander in Verbindung, so daß der Nucleus im Centrum der Zelle wie an einem Spinnengewebe aufgehängt erscheint *). Nun beginnt eine innere Bewegung im Protoplasma sichtbar zu werden. Anfänglich erkennt man keine bestimmte Ordnung in derselben; je mehr dagegen das Protoplasma aus der gleichförmigen Masse, welche es ursprünglich bildete, in die Form von Fäden übergeht, desto deutlicher läßt sich erkennen, daß jeder dieser Fäden einen dünneren oder dickeren Strom darstellt, welcher in dem einen Faden vom Nucleus zur Peripherie fließt, dort umwendet und in einem andern Faden zurückfließt. Die Dicke, Lage und Anzahl dieser Fäden ist einer beständigen Aenderung unterworfen, aus welcher auf eine unzweifelhafte Weise

Fig. 54.
Zelle aus dem Stengel von Orchis mascula mit einem Zellenkern.



*) Tab. I. Fig. 7. Die Endzellen eines Filamentenhaares von Tradescantia Sellowii.

Digitized by Google

hervorgeht, daß die Strömchen sich frei durch den wässerigen Zellsaft bewegen und nicht in häutige Canäle eingeschlossen sind. In den meisten Fällen scheint der Nucleus an dieser Bewegung keinen Theil zu nehmen; doch kann eine solche Bewegung wegen ihrer Langsamkeit leicht übersehen werden, indem ich bei Tradescantia virginica, bei welcher ich den Nucleus in den Zellen der Filamentenhaare langsam auf- und absteigen sah, fand, daß derselbe in einer Secunde nur einen Weg von $^1/_{45000}'''$ zurücklegte, was natürlicherweise viel zu wenig ist, als daß man die Bewegung auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerung unmittelbar sehen kann. Seine centrale Stellung behält der Nucleus in manchen Fällen auch bei vollkommener Ausbildung der Zelle bei, z. B. bei Zygnema, meistens zieht er sich dagegen allmälig an eine Seitenwand der Zelle hinaus, wo er durch seine zähe Umgebung an den Primodialschlauch angeheftet wird, allein immer noch das Centrum der Saftströmung bildet. Die Strömung des Protoplasma ist sehr langsam; ich bestimmte sie in den Filamentenhaaren von Tradescantia im Mittel auf $^1/_{500}'''$ in der Secunde, in den Brennhaaren von Urtica baccifera zu $^1/_{750}'''$, in den Haaren von Cucurbita Pepo zu $^1/_{1857}'''$ u. s. w. (Bot. Zeit. 1846. 92.)

In den meisten Zellen ist diese Erscheinung eine bald vorübergehende, indem nicht nur in der Mehrzahl der Fälle der Nucleus selbst mit der Zeit aufgelöst wird, sondern auch das Protoplasma sich mehr und mehr vermindert oder wenigstens häufig bewegungslos erscheint, wie dieses vermuthlich in den Zellen mancher saftiger Früchte, in denen der Nucleus häufig zur Fruchtreife noch vollständig erhalten ist, der Fall zu sein scheint. In einer Reihe von Fällen erhält sich jedoch auch in der erwachsenen Zelle die Strömung, z. B. in den Brennhaaren der Nesseln, Loasen, in den Haaren der kürbisartigen Gewächse, in den Filamentenhaaren von Tradescantia, in den Corollenhaaren von Campanula Medium, in den Zellen des Blattes von Sagittaria sagittifolia, Stratiotes aloides u. s. w.

Bei einigen Pflanzen ist das Protoplasma nicht in einzelne, netzförmig vertheilte Strömchen vertheilt, sondern fließt längs der Zellwandung in einem breiten, kreisförmig in sich zurücklaufenden Strome auf der einen Seite in die Höhe und auf der andern Seite abwärts, wobei der Nucleus dem Strome folgt; diese Form der Strömung zeigt sich sehr schön in den Blattzellen von Vallisneria spiralis und in den Zellen von Chara, deren innere Seite mit spiralig ansteigenden Reihen von Chlorophyllkörnern besetzt ist, denen die Strömung genau folgt.

Anmerk. 1. Das wunderbare Phänomen der Bewegung des Protoplasma wird gewöhnlich mit dem völlig unpassenden Ausdrucke der Rotation des Zellsaftes bezeichnet. Obgleich schon im Jahre 1774 von Corti beschrieben, wurde die Erscheinung völlig vergessen, bis sie zum zweitenmal von Treviranus 1807 wieder an Chara entdeckt wurde. Lange Zeit hielt man sie für eine, nur wenigen Wasserpflanzen (Chara, Hydrocharis, Vallisneria, Caulinia) zukommende Eigenthümlichkeit, bis die Untersuchungen der neueren Zeit sie als eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung erkennen ließen. Welche Ursache der Bewegung zu Grunde liegt, ist völlig unbekannt; die Erklärung von Amici: daß bei Chara die Reihen von Chlorophyllkörnern, welche die Zellwandung auskleiden, und denen der Saftstrom folgt, eine galvanische Wirkung auf den Saft ausüben, und dadurch seine Bewegung veranlassen, kann nicht als gelungen betrachtet werden, da bei allen übrigen Pflanzen und selbst in den Wurzeln der Charen diese Körner fehlen. Ein Muster von schlechter Untersuchung und von unglücklichen Schlußfolgerungen giebt die Darstellung des in Rede stehenden Phänomens von Schultz, nach welchem die Strömchen des Protoplasma aus Milchsaft bestehen, welcher in einem verzweigten

Gefäßsystem fließt, welches von den Milchsaftgefäßen abstammt und die Zellwandungen durchbohrt (die Cycloſe des Lebenssaftes in der Pflanze. 293).

Anmerk. 2. Nach der Angabe von Schleiden (Grundz. I. 211. Tab. 1. Fig. 6) geschieht es zuweilen, daß sich über den an der Zellenwandung anliegenden Zellenkern eine secundäre Zellmembran absetzt, wodurch derselbe in die Substanz der Zellmembran eingeschlossen und vor weiteren Veränderungen geschützt wird. Diese Darstellung ist durchaus unrichtig. Der Nucleus liegt, wie der ganze übrige Zelleninhalt, in der Höhlung des Primordialschlauchs, und die Zellmembranen bilden sich auf der äußeren Seite des letztern. Von welchen Bedingungen es abhängt, daß der Nucleus sich bald frühe auflöst, bald noch in der erwachsenen Zelle vorhanden ist, ist unbekannt. In den Gefäßschläuchen und in den Holzzellen verschwindet er frühe, ebenso findet man denselben sehr häufig in den erwachsenen Parenchymzellen, besonders in denen der mittleren Stammschichten, verschwunden, während er sehr häufig in den Sporen, Pollenkörnern, in den Zellen der gegliederten Haare, in den Zellen der Beeren, in den Porenzellen der Spaltöffnungen noch vollständig gefunden wird; besonders ausgezeichnet ist das Zellgewebe vieler Orchideen und Commelynaceen durch die lange Erhaltung der Zellenkerne.

Anmerk. 3. Es wurde schon oben bemerkt, daß die mit wässerigem Zellsaft gefüllten Lücken im Protoplasma zuweilen auf eine täuschende Weise Zellen ähnlich sehen. Es findet dieses in einem weit geringeren Grade statt, so lange im Protoplasma nur einzelne, isolirte Höhlungen entstanden sind, dagegen wird diese Aehnlichkeit sehr groß, wenn die Lücken sich so vermehrt oder vergrößert haben, daß die zwischen ihnen liegenden Protoplasmaschichten die Form von dünnen Scheidewänden angenommen haben. In diesem Falle nehmen die Lücken die Form von polyedrischen Parenchymzellen an, und es runden sich die an der Oberfläche der Protoplasmamasse liegenden an ihrer freien Seite kugelförmig ab, wie es in diesem Falle auch Zellen thun würden; kurz die Aehnlichkeit mit einem zartwandigen Zellgewebe könnte nicht größer sein. Fassen wir jedoch ins Auge, daß das Protoplasma eine zähe Flüssigkeit ist, welche, wie die zarten Strömchen desselben aufs deutlichste zeigen, sich nicht mit dem wässerigen Zellsafte mischt, so finden wir diese Erscheinung wohl begreiflich; es verhält sich das Protoplasma zu dem Zellsafte, wie eine schäumende Flüssigkeit zur Luft. Die immerwährende Strömung und fortdauernde Umwandlung der Protoplasmamasse liefern den deutlichsten Beweis, daß wir es nicht mit einem organischen Gebilde, sondern mit einer Flüssigkeit zu thun haben. Diesen Zustand des Protoplasmas der jugendlichen Zelle müssen wir ins Auge fassen, wenn wir uns nicht über die Form täuschen wollen, welche dasselbe in vielen Fällen in erwachsenen Zellen, namentlich in denen saftiger Früchte, z. B. der Weinbeeren zeigt. In diesen bildet dasselbe häufig nur noch theilweise eine zusammenhängende schaumige Masse, sondern kommt zum Theil unter der Form von kugelförmigen isolirten Massen vor, welche gewöhnlich in ihrem Innern eine oder auch mehrere mit Zellsaft gefüllte Höhlungen enthalten, folglich die Form von Bläschen besitzen. Es finden sich dieselben in allen Abstufungen der Größe von kaum erkennbaren Bläschen bis zu der Form einer ungefähr $^1/_{100}$''' im Durchmesser haltenden Zelle. Eine Bewegung in der Substanz des Protoplasmas ist in diesen Fällen nicht mehr zu erkennen, es zeigt im Gegentheil die Wandung jener Bläschen eine ziemliche Festigkeit, so daß eine Vergleichung derselben mit zellenähnlichen Gebilden nahe liegt. Dennoch scheint mir eine solche unpassend zu sein, denn es gelingt durch kein Mittel, z. B. die Anwendung des Compressoriums, die Einwirkung von Jod an diesen Bläschen eine Membran, welche einen Gegensatz zum Inhalte bilden würde, aufzufinden. Ich kann unter diesen Umständen die Ansicht von Karsten (Die Urzeugung. Bot. Zeit. 1848, 457. Beitrag zur Kenntniß des Zellenlebens. Bot. Zeit. 1848, 361), welcher diese Bläschen für die Anfänge von Zellen erklärt, nur für eine verfehlte halten.

b) Zellsaft.

Bei erwachsenen Zellen bildet das Protoplasma der Masse nach gewöhnlich nur einen sehr untergeordneten Theil des Zellinhalts, dagegen füllt der wässerige Zellsaft, welcher anfänglich nur in einzelnen, im Protoplasma sich bildenden Lücken auftrat, nun die ganze Zellhöhlung aus. Die Menge desselben ist, je nachdem die Pflanze gerade mehr Wasser aufge-

Digitized by Google

nommen oder verdunstet hat, Schwankungen unterworfen; die Abnahme desselben darf jedoch bei den höhern Pflanzen in den Zellen der meisten Organe gewisse Gränzen nicht übersteigen, ohne daß das Leben der Zelle zu Grunde geht.

Obgleich der Zellsaft immer eine Reihe von organischen und unorganischen Verbindungen in Auflösung enthält, so erscheint er doch dem Auge in der Regel wie reines Wasser, indem nur selten Farbstoffe (gewöhnlich rothe oder blaue) in ihm aufgelöst sind und noch seltener die Menge der in ihm angelösten ungefärbten Stoffe, namentlich Gummi, so groß ist, daß sein Lichtbrechungsvermögen dadurch auf eine auffallende Weise verstärkt wird.

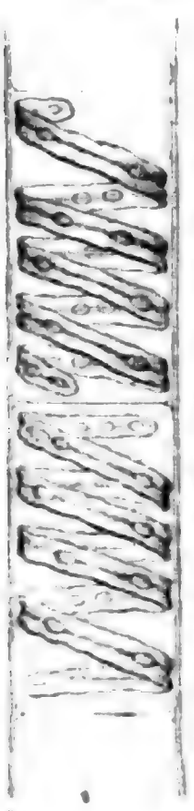
In manchen, jedoch verhältnißmäßig seltenen Fällen wird der Zellsaft einzelner Zellen durch Verbindungen, welche die Zelle selbst bereitet, völlig verdrängt, z. B. durch ätherische Oele.

Anmerk. Unter den Organen der höheren Gewächse ertragen nur die reifen Samen eine vollständige Austrocknung, ohne getödtet zu werden; auch das ältere Holz der Bäume kann eine große Menge seines Saftes verlieren, ohne abzusterben, die Gränze, bis zu welcher dieses möglich ist, ist jedoch nicht bekannt. Die übrigen Organe, namentlich die Blätter, ertragen einen einigermaßen starken Wasserverlust nicht. Anders verhält es sich bei vielen niederen Pflanzen, namentlich bei den Moosen, Flechten und manchen Algen, z. B. bei Nostoch, welche ohne Schaden die vollständigste Austrocknung erleiden können.

c) Körnige Bildungen.

In der Mehrzahl der parenchymatosen Zellen finden sich, wenigstens in gewissen Lebensperioden, im Zellsafte schwimmend oder leicht an die Zellwandung angeheftet organische Gebilde, gewöhnlich unter körniger Form. Unter diesen besitzen zwei, die Chlorophyllkörner und das Amylum eine sehr allgemeine Verbreitung.

Fig. 55. Zygnema.



Das Chlorophyll (Blattgrün), in dessen Anwesenheit die grüne Farbe der Pflanzen begründet ist, findet sich niemals im Zellsafte aufgelöst, sondern immer unter der Form einer halbweichen Masse von bestimmter oder unbestimmter Gestalt; grün gefärbten Zellsaft konnte ich, ungeachtet manche Phytotomen das Vorkommen eines solchen behaupten, niemals finden.

Formloses Chlorophyll, welches Wölkchen oder Fäden bildet, die an der Zellwandung und den in der Zelle enthaltenen Körnchen anhängen, ist verhältnißmäßig selten, doch kommt er da und dort bei den Phanerogamen in denselben Zellen mit den Chlorophyllkörnern vor. Gewöhnlich besitzt das Chlorophyll eine scharf bestimmte Gestalt. Bei einigen Algen tritt dasselbe unter der Form von platten Bändern auf, bei Conferva zonata, Draparnaldia plumosa u. s. w. in jeder Zelle unter der Form eines ringförmigen Querbandes, bei Zygnema (Fig. 55) unter der Form von spiralförmig gewundenen Bändern, bei Mougeotia unter der Form

einer ebenen oder gewundenen, im Innern der Zelle liegenden Platte u. s. w. Bei der großen Mehrzahl der Gewächse (vergl. Fig. 20) besitzt es dagegen die Form von Kügelchen, welche bald an der Zellwandung anliegen (wobei sie gewöhnlich völlig regellos zerstreut sind, bei den Charen dagegen in Reihen geordnet liegen), bald im Zellsafte schwimmen, bald den Nucleus umgeben.

Sowohl die bandförmigen Massen bei Zygnema u. s. w., als die Chlorophyllkügelchen, bestehen nur zu einem höchst unbedeutenden Theile aus dem grünen Farbstoffe; man findet dieselben deßhalb, wenn man von der Entfärbung absieht, in Pflanzentheilen, aus welchen mit Alkohol der Farbstoff ausgezogen wurde, der Größe nach unverändert als eine halbweiche Masse, welche sich mit Jod gelb färbt, also stickstoffhaltig ist. Ob dieselbe gerade Eiweiß ist, wofür sie Treviranus erklärt, mag dahin stehen; wahrscheinlich ist es dagegen, daß es eine Proteinverbindung ist.

Auch in dem durch Aether ausgezogenen Stoffe bildet der eigentliche grüne Farbstoff, nach den Untersuchungen von Mulder (physiol. Chemie, 275) nur einen äußerst geringen Theil, indem die Hauptmasse des in Aether Löslichen in Wachs besteht. Die chemische Zusammensetzung des reinen Chlorophylls ist noch nicht mit Sicherheit ermittelt; die Mulder'sche Analyse ergab C^{18} H^{18} N^2 O^3, bedarf aber noch der Wiederholung. Dieser Untersuchung zufolge schließt sich das Chlorophyll an die indigoartigen Körper an, und Mulder hält es für wahrscheinlich, daß überall in der Pflanze ungefärbtes Chlorophyll vorhanden sei, welches durch freien Sauerstoff in grünes umgewandelt werde, eine Vermuthung, gegen welche jedoch der Umstand spricht, daß weder der ausgepreßte Saft, noch irgend ein Gewebe der Pflanzen, wenn sie dem Einflusse der Luft ausgesetzt werden, dadurch eine grüne Farbe erhält.

Sehr häufig sind in den Chlorophyllkörnern Amylumkörner eingeschlossen (vergl.: Ueber die anatom. Verhältnisse des Chlorophylls, in meinen Verm. Schrift. 349) und zwar ebensowohl in den bandförmigen Streifen von Zygnema, als in außerordentlich vielen Fällen in den Chlorophyllkörnern der verschiedensten Pflanzen, besonders deutlich in denen der Charen. Es liegt in jedem Chlorophyllkorne bald nur ein Amylumkorn, bald sind es deren mehrere, jedoch gewöhnlich nicht über drei bis vier; nur bei Anthoceros fand ich in jedem derselben wohl 50 bis 100 Amylumkörner. Diese Amylumkörner sind gewöhnlich von sehr geringer Größe; die größten bestimmte ich zu $^1/_{300}$‴, die kleinsten, mit Jod sich noch deutlich blau färbenden zu $^1/_{2000}$‴, dabei bleibt es jedoch ungewiß, ob noch kleinere Körner, welche man in vielen Fällen im Chlorophyll trifft, ebenfalls aus Amylum bestehen.

Die Entwickelungsgeschichte des Chlorophylls ist noch dunkel. So weit ich die Sache verfolgte, so steht dasselbe bei seinem ersten Auftreten in ungefärbten, im Dunkeln aufgewachsenen Organen, in welchen man durch Einwirkung des Lichts die Bildung von Chlorophyll einleitet, in nächster Verbindung mit dem Protoplasma, indem man bei dem ersten Auftreten der grünen Farbe einzelne Partien des Protoplasma eine grünliche Farbe annehmen sieht, wobei sie die Form von schleimig-körnigen Wölkchen ohne feste Begränzung zeigen. Später umkleiden sich die Amylumkörner, wenn solche in den Zellen vorkommen, z. B. in der Kartoffel, in jungen Blättern, mit einer mehr oder weniger dicken, nach außen scharf begränzten Hülle von Chlorophyll, während man in andern Zellen Chlorophyllkügel-

Digitized by Google

chen, welche kein Amylum enthalten, antrifft. In andern Fällen, in welchen die jugendlichen Organe kein Amylum enthalten, z. B. in den vegetirenden Spitzen von Conferva glomerata, treten erst später in dem bereits ausgebildeten Chlorophyll Amylumkörner auf und vergrößern sich mit dem Alter der Pflanze. Es scheint mir auf diese Weise das Amylum in keiner ursächlichen und nothwendigen Verbindung mit dem Chlorophyll zu stehen, sondern die mit dem Chlorophyll verbundene Proteinsubstanz bald für sich die bestimmte Form von Kügelchen, Bändern u. s. w. anzunehmen, bald, wenn Amylumkörner vorhanden sind, sich auf diese als Kern niederzuschlagen.

Anmerk. 1. Auf eine wesentlich verschiedene Weise wurde von Mulder, welcher sich auf meine Beschreibung des Chlorophylls stützte, das Verhältniß desselben zum Amylum aufgefaßt. Mulder nimmt nämlich an, daß die Chlorophyllkörner immer aus Amylumkörnern hervorgehen, indem die letzteren sich theilweise oder vollständig in das mit dem grünen Farbestoff verbundene Wachs verwandeln, und dabei entweder die Form von Kügelchen annehmen oder auch unter einander verschmelzen und formloses Chlorophyll darstellen. Dieser Umwandlungsproceß von Amylum in Wachs soll mit einer reichen Ausscheidung von Sauerstoffgas verbunden sein, Mulder glaubt deßhalb, die Pflanzen hauchen dieses Gas nicht aus, weil sie grün seien, sondern während sie grün werden. Ich kann aus anatomischen Gründen dieser Theorie nicht beitreten, indem in manchen jugendlichen Organen wohl Chlorophyll, aber kein Amylum, welches ihm vorausginge, gefunden wird, und namentlich bei Conferven, bei welchen das Chlorophyll in Form von Bändern und Platten vorkommt, wie bei Zygnema u. s. w., diese Bildungen niemals aus einer Substanz, welche mit Amylum Aehnlichkeit hat, bestehen, sondern im Gegentheil die in diesem Chlorophyll vorkommenden Amylumkörner mit dem Alter der Pflanzen an Größe zunehmen.

Anmerk. 2. Ich habe die Chlorophyllkörner als eine halbweiche, gleichförmige Substanz und nicht als bläschenartige Gebilde, wofür sie schon früher von Sprengel, Meyen, Agardh, Turpin u. A. erklärt wurden, beschrieben, da es mir niemals gelang, eine umhüllende, vom Inhalte verschiedene Membran an denselben aufzufinden. Ihre Bläschennatur wurde jedoch wieder in neuerer Zeit von Nägeli (Zeitschrift f. wissenschaftl. Bot., Heft III. 110) vertheidigt; es soll nach seiner Angabe bei den größeren Chlorophyllkörnern der Algen, Charen, Moose deutlich eine weißliche Membran und ein grüner Inhalt unterschieden werden können. Auch Göppert und Cohn (Bot. Zeit. 1849. 665) wollten bei Nitella gesehen haben, daß sich die Chlorophyllkörner in Folge von Wasseraufnahme zu Bläschen, welche aus einer dünnen wasserhellen Membran bestehen und endlich einreißen, ausdehnen. Ich bin im gegenwärtigen Augenblicke nicht im Stande, diese Angaben über die Chlorophyllkörner von Nitella zu prüfen; ich habe dieselben früher häufig untersucht und gerade in ihnen das Vorkommen von Amylumkörnern im Chlorophyll entdeckt, konnte aber nie eine Membran an denselben finden. Nägeli glaubt übrigens, nicht nur in vielen Fällen eine Membran an den Chlorophyllkörnern gesehen, sondern auch in ihrer ganzen Vegetation den Beweis für eine durchgängige Analogie derselben mit den Zellen gefunden zu haben. Hierzu berechtigt ihn hingegen keine einzige Thatsache; denn daß die Chlorophyllkörner wachsen und ihre Gestalt dabei verändern können, ist doch kein Beweis für ihre Zellennatur, und eben so wenig der Umstand, daß sich bei Nitella die Zahl derselben durch Theilung vermehrt. Eine Theilung könnte auch bei Kügelchen, die einer Membran entbehren, vorkommen; daß dieselbe auf Bildung von Tochterbläschen in den Chlorophyllbläschen beruht, ist eine jeder Begründung entbehrende Hypothese.

Anmerk. 3. Ueber die anatomischen Verhältnisse der übrigen Pflanzenfarben wissen wir noch sehr wenig. Die rothen und blauen Farben sind gewöhnlich im Zellsafte aufgelöst, namentlich der rothe Farbestoff der im Herbste sich roth färbenden Blätter, der meisten Blüthen und der rothen Früchte, so wie der blaue Farbestoff der meisten blauen Blüthen. Nur in sehr seltenen Fällen findet sich der rothe und blaue Farbestoff der Blüthen in Form von Kügelchen, z. B. der rothe bei Salvia splendens, der blaue bei Strelitzia Reginae. Ob hier das Pigment ebenfalls wie das Chlorophyll an einen fremden, das Kügelchen bildenden

Digitized by Google

Stoff gebunden ist, oder für sich allein das Kügelchen bildet, ist unbekannt. Die gelbe Farbe der im Herbste sich entfärbenden Blätter besteht aus verändertem Chlorophyll (Xantophyll); in den Blüthen kommt das gelbe Pigment gewöhnlich unter der Form von Kügelchen, aber auch in anderen Fällen gleichförmig im Zellsafte verbreitet vor; in den gelben Perigonialblättern von Strelitzia besitzt es die Form von dünnen halbmondförmig gebogenen und unregelmäßig gewundenen Fasern, die im Zellsafte schwimmen. Bei den roth gefärbten Algen scheint auf den ersten Blick das Chlorophyll durch einen rothen Farbestoff ersetzt zu sein, nach den Untersuchungen von Kützing (Phycologia generalis. 21) sind jedoch grüne Chlorophyllkörner vorhanden, deren Farbe nur durch den zugleich anwesenden rothen Farbestoff verhüllt ist.

Eine noch weitere Verbreitung als das Chlorphyll besitzt das Stärkemehl, Amylum, indem dasselbe, mit Ausnahme der Pilze, vielleicht keiner Pflanze fehlt. Ob die Stärke in formlosem Zustande vorkommt, ist noch zweifelhaft; Schleiden (Grundz. I. 181) glaubt sie in diesem Zustande in der Sassaparille, im Wurzelstocke von Carex arenaria und in dem Samen von Cardamomum minus gefunden zu haben. Ebenso ist zweifelhaft, ob sie in aufgelöstem Zustande vorkommt, indem ich zwar wiederholt, namentlich bei Zygnema, aber auch bei Phanerogamen, z. B. in der Kartoffel, den Saft einzelner Zellen mit Jod eine weinrothe Farbe annehmen sah, diese Färbung aber kein sicheres Kennzeichen ist, daß man es nothwendigerweise mit Stärke zu thun hat. Die Form, in welcher das Amylum ganz allgemein vorkommt, ist die von kleinen, ungefärbten, durchsichtigen Körnern, welche ohne bestimmte Ordnung in größerer oder kleinerer Anzahl in den Zellen angehäuft sind, bald frei im Zellsaft schwimmen, bald leicht an die Zellwandung angeklebt sind. Die Größe derselben wechselt von einem unmeßbar kleinen Durchmesser bis zu einer dem bloßen Auge wohl sichtbaren Größe (nach Payen von $^{2}/_{1000}$ Millim. bei Chenopodium Quinoa, bis zu $^{183}/_{1000}$ bei der Kartoffel); in derselben Zelle liegen Körner von sehr verschiedenem Durchmesser neben einander, wobei jedoch das Maximum der Größe für die Körner einer jeden Pflanze eine ziemlich bestimmte ist.

Wie die Größe, so ist auch die Form der Körner bei verschiedenen Pflanzen höchst verschieden und zuweilen so charakteristisch, daß sich in manchen Fällen die Abstammung eines Stärkmehles mit dem Mikroskope mit ziemlicher Sicherheit bestimmen läßt. Kleine Körner sind meistens regelmäßig kugelförmig; die größeren, ausgewachsenen Körner zeigen dagegen bei vielen Pflanzen zum Theile sehr unregelmäßige Formen, indem sie bald bis zur Form von Stäbchen in die Länge gezogen, bald abgeplattet sind, bald durch gegenseitigen Druck eckige Formen angenommen haben und meistens mit unregelmäßigen Hervorragungen versehen sind (vergleiche die Abbildungen von Fritzsche in Poggend. Annal. Th. 32; von Payen in Mém. sur les développements des végétaux, von Schleiden in seinen Grundzügen).

Fig. 56.
Amylumkor aus der Kartoffel.

Die Amylumkörner der verschiedensten Gestalt stimmen darin überein, daß sie nicht aus einer gleichförmigen Masse, sondern aus übereinanderliegenden Schichten von abweichender Dichtigkeit bestehen, weßhalb sie auch in polarisirtem Lichte einen hübschen Anblick gewähren, indem sich auf jedem Korne ein farbiges Kreuz zeigt. Diese Schichten sind gewöhnlich auf der einen Seite des Kornes weit dicker, als auf der andern (Fig. 56),

Digitized by Google

so daß das organische Centrum desselben weit vom Mittelpunkte entfernt und oft der Oberfläche stark genähert ist. Im frischen Korne findet sich im Centrum desselben keine Höhle; eine solche entsteht dagegen leicht durch Austrocknung und die durch dieselbe veranlaßte Zusammenziehung seiner mittleren, weicheren Substanz. Sehr schön kann man diesen Vorgang unter dem Mikroskope verfolgen, wenn man frisch aus der Kartoffel genommenen Stärkmehlkörnern durch starken Alkohol einen Theil ihres Wassers entzieht. Es bildet sich in diesem Falle zuerst eine kleine kugelförmige Höhlung, von welcher bald strahlenförmige Risse nach allen Seiten hin auslaufen, welche die Schichten des Kornes rechtwinklig durchsetzen. Es geht hieraus unzweifelhaft hervor, daß die mittleren Schichten weicher, in Folge eines größeren Wassergehaltes mehr aufgequollen als die äußeren sind. Ihre Festigkeit ist jedoch immerhin so groß, daß sich die Amylumkörner durch Druck in eckige Stücke zerbrechen lassen. Kaltes Wasser übt gar keine auflösende Kraft auf dieselben aus, auch wenn die Körner in dünne Scheiben zerschnitten sind, so daß das Wasser unmittelbar mit den innern Schichten in Berührung kommt. In kochendem Wasser schwellen sie sehr bedeutend, wohl bis zum Hundertfachen ihres Volumens auf, ohne sich wirklich aufzulösen. Dasselbe geschieht bei der Einwirkung von starken Säuren und kaustischen Alkalien. Wirkt zu gleicher Zeit Jod und Wasser auf die aufgequollenen oder nicht aufgequollenen Körner ein, so färben sie sich je nach der Menge von Jod, welche sie aufnehmen, weinroth, indigoblau, bis zum tiefsten Schwarzblau, ohne dabei eine Veränderung zu erleiden, da sie, wenn ihnen durch Alkohol das Jod wieder entzogen wird, wieder ihre früheren Eigenschaften besitzen.

In jeder Pflanzenzelle ist das Amylum eine vorübergehende Bildung, welche bestimmt ist, später wieder aufgelöst und zu verschiedenen Zwecken der Ernährung verwendet zu werden. So verschwindet z. B. in dem Albumen der Palmensamen gegen die Zeit der Samenreife das Amylum, und es tritt fettes Oel, zu welchem es ohne Zweifel das Material liefert, an seine Stelle, so verschwindet dasselbe in den Schleudern der Lebermoose, wenn sich die Spiralfaser in denselben entwickelt, so verschwindet es bei der Keimung von Samen und Zwiebeln, um der jungen Pflanze zur Nahrung zu dienen u. s. w. Auf welche Weise in diesen Fällen die Auflösung der Amylumkörner erfolgt, ist nicht bekannt; verwandelt man künstlich durch Diastase oder Schwefelsäure Amylum in Dextrin und Zucker, so geht der Umwandlung desselben ein Aufschwellen der Körner voraus; dieses geschieht dagegen in der lebenden Pflanze nicht, sondern die Substanz der Körner bleibt fest und wird schichtenweise von außen nach innen corrodirt und aufgelöst.

Anmerk. 1. Ueber die Entwickelung der Amylumkörner hat die Beobachtung noch nichts gelehrt. Daß die Körner anfänglich klein und rundlich sind, ist entschieden, und der schichtenförmige Bau beweist, daß die Vergrößerung nicht auf allseitiger Ausdehnung des ursprünglichen Kornes, sondern auf allmäliger Ablagerung von nach einander sich erzeugenden Blättern beruht. Ueber die Reihenfolge, in welcher dieses geschieht, weiß man nichts. Man könnte, wie dieses von Payen und Münter (Bot. Zeit. 1845, 193) geschehen ist, aus dem Umstande, daß die inneren Schichten die weichsten und wasserreichsten sind, den Schluß ableiten, daß die innerste Schichte die jüngste ist; natürlicherweise müßte man, wenn man dieser Vorstellung folgt, annehmen, daß mit der Ablagerung einer jeden neuen Schichte, oder vielmehr eines neuen centralen, bei weiterem Wachsthum sich in eine Schichte verwandelnden Kernes, alle älteren Schichten sich ausdehnen und zugleich auch, je älter sie werden, ein desto ungleichförmigeres Wachsthum in die Dicke zeigen, in-

Digitized by Google

dem die Excentricität des organischen Centrums mit der Größe des Kornes zunimmt. Man kann jedoch auch umgekehrt, wie dieses Fritsche und Schleiden (Grundz. I. 187) thaten, aus dem Umstande, daß junge Amylumkörner kugelförmig sind und die innersten Schichten erwachsener Körner ebenfalls eine kugelförmige Gestalt besitzen, während die äußeren Schichten auf ihren verschiedenen Seiten eine ungleichförmige Dicke zeigen, ferner daraus, daß zuweilen zwei neben einander liegende Amylumkörner von gemeinschaftlichen äußeren Schichten umschlossen sind, die Folgerung ableiten, daß die äußerste Schichte die jüngste ist.

Anmerk. 2. Die meisten neueren Untersuchungen des Amylums weisen darauf hin, daß alle Schichten der Körner aus einer und derselben Substanz bestehen und daß keine umhüllende Membran, welche einen Gegensatz gegen den Inhalt bildet, vorhanden ist. Das letztere wurde jedoch ebenfalls vielfach behauptet. Es hatten schon mehrere deutsche Phytotomen, namentlich Sprengel, die in den Zellen vorkommenden körnigen Bildungen als Bläschen und als die Grundlage neuer Zellen betrachtet, vorzugsweise waren es aber Turpin (Organographie végétale in Mémoir. du Muséum T. XIV.) und Raspail (System der organischen Chemie), durch welche diese Theorie weitere Ausbildung und Verbreitung erhielt. Turpin betrachtete die körnigen Bildungen, welche in den Zellen vorkommen, (also vorzugsweise die Amylum- und Chlorophyllkörner), welche er unter dem gemeinschaftlichen Namen der Globuline zusammenfaßte, als Bläschen, welche aus der Zellwandung hervorsprossen, mittelst eines Nabels (für einen solchen hielt er den Kern der Amylumkörner) angewachsen seien und durch spätere Vergrößerung zu neuen Zellen heranwachsen. Diese Ansichten erhielten in Hinsicht auf das Amylumkorn durch Raspail eine größere Verbreitung und es wurde seiner Angabe, daß dasselbe aus einer äußeren, dem Wasser widerstehenden Membran und einem im Wasser auflöslichen, aus Gummi bestehenden Inhalte zusammengesetzt sei, vielfach Glauben geschenkt. Das alles ist, wie billig, längst vergessen, denn es beruhen diese sämmtlichen Angaben auf den schlechtesten Beobachtungen, dagegen wird die Bläschennatur des Amylumkornes in der neueren Zeit wieder von Nägeli (Zeitschr. Heft III. 117) vertheidigt. Nach seiner Angabe besteht das Amylumkorn aus einer Membran und einem flüssigen Inhalte; auf der inneren Seite der Membran lagern sich, wie in verholzenden Zellen, concentrische Schichten ab, wodurch das Lumen des Bläschens auf eine meistens kleine Höhlung reducirt wird, welche immer mit einer Flüssigkeit gefüllt ist. Beweise für diese Angaben sucht man vergeblich, nicht einmal die Pflanzen hat Nägeli genannt, bei welchen er die äußere Membran als eine ziemlich dicke, durch Jod sich nicht färbende Membran gesehen haben wollte; völlig aus der Luft gegriffen ist seine weitere Angabe, daß die durch gegenseitigen Druck eckigen Körner zusammen in einem Chlorophyllkorne entstanden seien, denn es finden sich solche Körner auch in unterirdischen Theilen, in welchen keine Spur von Chlorophyll vorkommt, wie im Rhizome von Gloriosa superba.

Bei manchen Pflanzen ist in einzelnen Theilen, namentlich der Wurzel, das Amylum durch Inulin ersetzt, z. B. in den Knollen der Georginen, des Helianthus annuus. Der mikroskopischen Untersuchung entgeht dasselbe so gut als immer, da man kein Reagens auf dasselbe besitzt, wenn es auch gegründet ist, daß es, nach Schleiden's Angabe, in Form von kleinen Körnern vorkommt. Es ist deßhalb auch über seine Verbreitung im Pflanzenreiche nichts bekannt.

Anmerk. Nach der Angabe von Mulder färbt sich das Inulin mit Jod gelb, auch war dieses bei einem von Mulder aus Taraxacum dargestellten Inulin, welches ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, der Fall. Anderes Inulin, welches mir Prof. Chr. Gmelin aus Dahlia darstellte, färbte sich dagegen mit Jod nicht im mindesten, selbst dann nicht, wenn ich der heißen Auflösung, ehe sich das Inulin aus derselben niederschlug, Jodtinctur zusetzte.

d) Im Zellsafte aufgelöste Verbindungen.

Einige mit Amylum und Inulin in chemischer Beziehung aufs nächste verwandte Verbindungen entgehen, ungeachtet ihrer weiten Verbreitung im

Pflanzenreiche, der mikroskopischen Beobachtung beinahe unter allen Umständen, weil sie im Zellsafte aufgelöst sind und es an Mitteln fehlt, kleine Mengen derselben zu erkennen, nämlich das Dextrin, das Gummi und der Zucker.

Das Dextrin scheint in allen Organen, welche der Sitz eines lebhaften Ernährungsprocesses sind, vorzukommen, kann aber nicht durch die mikroskopische Beobachtung, sondern nur in den ausgepreßten Säften aufgefunden werden.

Andere Gummiarten, das arabische Gummi, Kirschgummi, Traganthgummi, der Schleim der Samen von Quitten, von Leinsamen u. s. w. spielen eine verhältnißmäßig untergeordnete Rolle, indem sie eine geringe Verbreitung im Pflanzenreiche haben, in den Pflanzen, in welchen sie vorkommen, meistens als Secretionen zu betrachten sind und häufig nur in vereinzelten Parenchymzellen vorkommen, wie bei Cactus, oder in Zellen einzelner Organe, wie der Samenhäute, oder in Lücken und Canälen, welche zwischen den Zellen liegen, wie bei den Cycadeen. Wenn solche Gummiarten die Zellen oder Canäle, in denen sie vorkommen, vollkommen ausfüllen, so lassen sie sich an der dicken, schleimigen Masse, welche sie mit Wasser bilden, und an der Gerinnung, welche Alkohol hervorruft, erkennen; in manchen Fällen, z. B. in den Zellen der Samenhaut von Cydonia ist es zweifelhaft, ob man das Gummi als einen in die Höhlung der Zellen ausgeschiedenen Stoff betrachten soll, oder ob es nicht secundäre Zellschichten bildet. Jedenfalls scheint sich an diese Gummiarten die Substanz, aus welcher manche in Wasser stark aufquellende Zellmembranen bestehen, z. B. die secundären Schichten der Zellen der Samenhaut von Collomia, des Pericarpiums von Salvia anzuschließen. So lange die Chemie diese schleimigen Stoffe nicht schärfer charakterisirt und Reagentien auf dieselben ausgemittelt hat, sieht sich die Pflanzenanatomie außer Stande, die Verbreitung derselben im Pflanzenreiche und die Bedeutung derselben für die Pflanze auszumitteln.

Sehr verbreitet ist der Zucker, vorzugsweise der Rohrzucker, indem derselbe nicht nur bei manchen Pflanzen in der dem Blühen vorausgehenden Zeit das Stärkmehl ersetzt, wie im Zuckerrohre, der Runkelrübe u. s. w., sondern noch weit häufiger der Ablagerung des Stärkmehls in einem Organe vorausgeht und sich bei seiner Auflösung aus demselben bildet, wie im Frühjahre bei den Bäumen, bei den keimenden Samen u. s. w. Sowohl der Rohrzucker, als die übrigen Zuckerarten (Traubenzucker, Fruchtzucker, Mannit u. s. w.) sind nicht Gegenstand mikroskopischer Beobachtung, indem sie im Zellsafte aufgelöst sind und Reagentien fehlen.

Obgleich immer in flüssiger Form, doch wegen des Mangels an Mischbarkeit mit Wasser und wegen der starken lichtbrechenden Kraft leicht zu erkennen, sind die fetten Oele, welche hauptsächlich in dem Samen vieler Pflanzen, seltener in den Fruchthüllen (bei den Oliven, manchen Palmen), noch seltener in den Vegetationsorganen (Knollen von Cyperus esculentus) in Menge vorkommen. Finden sie sich dagegen nur in geringer Menge, wie dieses bei einer großen Zahl von Pflanzen der Fall ist, dann entgehen sie der mikroskopischen Beobachtung, indem sie alsdann nicht in leicht sichtbaren Tropfen im Zellsafte ausgeschieden sind, sondern wohl mit den Proteinsubstanzen verbunden sind. Die ätherischen Oele füllen, wenn sie in größerer Menge bereitet werden, gewöhnlich einzelne Zellen oder Zellenpartien und Lücken, welche zwischen den Zellen liegen,

Digitized by Google

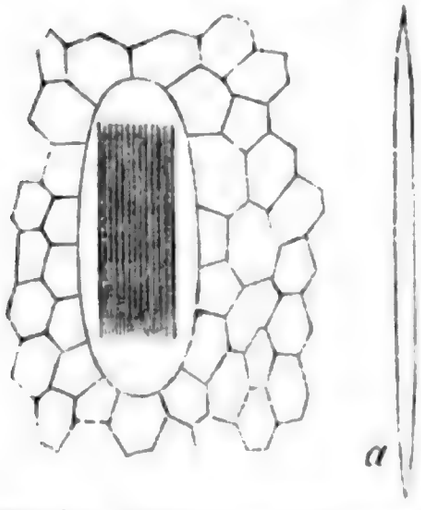
vollständig aus und sind dann leicht aufzufinden; in sehr vielen Fällen scheinen sie dagegen in so geringer Menge vorhanden zu sein, daß sie sich vollständig im Zellsafte auflösen, wenigstens sind sie in den meisten Blumenblättern nicht sichtbar nachzuweisen.

Alle Pflanzen bereiten eine mehr oder weniger reichliche Menge von organischen Säuren (Kleesäure, Apfelsäure, Citronensäure, Weinsteinsäure u. s. w.), welche nur ausnahmsweise in freiem Zustande, gewöhnlich mit Basen zu sauren Salzen verbunden sich im Zellsafte in Auflösung befinden, so wie auch manche der unorganischen Säuren, welche die Pflanzen von außen aufnehmen, sich unzersetzt erhalten. Der größere Theil dieser Salze, namentlich die mit alkalischen Basen, entgehen, als im Zellsafte aufgelöst, der mikroskopischen Beobachtung; allein es wird wohl kaum eine höhere Pflanze geben, in welcher nicht in einem oder dem andern Organe sich unauflösliche Salze von Erden mit organischen oder unorganischen Säuren in Form von Krystallen in den Zellhöhlungen ausscheiden. Es findet dieses gewöhnlich in besonderen Zellen statt, welche keine körnigen, organischen Bildungen enthalten, doch schließen sich Krystalle und Chlorophyllkörner u. dgl. nicht nothwendigerweise aus. In besonderen, auf der oberen Blattseite gelegenen Zellen vieler Urticeen, z. B. bei Morus, Ficus elastica u. s. w., findet sich sogar ein eigenes, organisches Gebilde (ein zapfenförmiger, aus Cellulose gebildeter Vorsprung der innern Zellwandung), auf welchem die Krystalle in Form einer Druse aufsitzen.

Die Krystalle finden sich bald einzeln in einer Zelle, bald in Mehrzahl unregelmäßig zerstreut, bald zu einer sternförmigen Druse vereinigt, bald in Form eines Bündels zusammenliegend. Das letztere Verhältniß (Fig. 57) ist das häufigste, denn es wird nicht leicht eine Pflanze geben, in welchen nicht in einzelnen Organen, z. B. in den Antheren, in der Rinde solche Bündel von sehr feinen, nadelförmigen, vierseitigen, mit vier Pyramiden zugespitzten Krystallen (Decandolle's Raphiden) gefunden wurden. Die Zusammensetzung dieser nadelförmigen Krystalle wird verschieden angegeben; nach Payen und Schmidt bestehen sie aus kleesaurem Kalke, nach Buchner und Trinchinetti aus phosphorsaurem Kalke, nach Nees von Esenbeck aus einem Doppelsalze von Kalk und Magnesia mit Phosphorsäure. Bei sehr vielen Pflanzen, z. B. sehr schön in der Rhabarberwurzel kommen vierseitige, ziemlich stumpf zugespitzte Säulen von kleesaurem Kalke vor, ferner sehr häufig drusenförmige Zusammenhäufungen von Rhomboëdern, die aus kohlensaurem Kalke bestehen, seltener weinsteinsaurer Kalk (in alten Cacteen) und schwefelsaurer Kalk (in den Musaceen). (Vergl. Unger, über Krystallbildungen in den Pflanzenzellen, in den Annal. des Wiener Museums, Th. II. Payen, Mémoires sur les développements des végétaux. Schmidt, Entwurf einer allgem. Untersuchungsmeth. der Säfte und Excrete der thier. Organismen.)

Fig 57.

Nadelförmige Krystalle aus der Zwiebel von Polyanthes tuberosa. — *a*. Einer der Krystalle stark vergrößert.



Digitized by Google

F. Entstehung der Zelle.

Es ist allgemeines Gesetz, daß sich bei der Entstehung einer Zelle der Zellinhalt vor der Zellmembran bildet und daß die Organisation der stickstoffhaltigen Gebilde der Bildung der aus Cellulose bestehenden Membran vorangeht.

Bildung von Zellen kommt in der Pflanze nur in der Höhlung älterer Zellen, aber nicht zwischen denselben und auf denselben vor.

Die Bildung der Zellen erfolgt auf zwei verschiedene Weisen: 1) durch Theilung älterer Zellen; 2) durch Bildung frei in der Höhlung einer Zelle liegender Tochterzellen.

Anmerk. Eine Anführung der älteren Theorien über Zellenbildung bis zum Erscheinen meiner Dissertation über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung im J. 1835 wäre wohl überflüssig, da dieselben einer jeden sicheren Begründung ermangelten. Wirkliche Entstehung von Zellen hatte man nur bei Pollenkörnern und Sporen beobachtet, hatte aber den Zusammenhang, in welchem die Bildung derselben mit der Zellenbildung überhaupt steht, gänzlich übersehen, und die leersten Vermuthungen über Entstehung der Zellen aus Chlorophyll- und Amylumkörnern, aus Milchsaftkügelchen, aus Höhlungen, die in einem homogenen Cambium auftreten u. s. w. aufgestellt. Brisseau de Mirbel war der Einzige gewesen, welcher durch sorgfältige Beobachtung der Entwickelungsgeschichte von Marchantia das Räthsel der Zellenbildung zu lösen suchte, allein auch ihm war es nicht gelungen, die Entwickelungsweise der einzelnen Zelle zu erforschen; er glaubte zu finden, daß sich die Zellen auf drei verschiedene Weisen bilden, a) zwischen anderen Zellen (développement interutriculaire), b) auf der Oberfläche anderer Zellen (dévél. superutriculaire), c) in der Höhlung anderer Zellen (dévél. intrautriculaire). Alle neueren Beobachtungen sprechen dagegen entschieden dafür, daß die zwei ersten von Mirbel angenommenen Entwickelungsarten gar nicht existiren. Es hat zwar auch Küzing (Phycologia generalis. 64) eine Bildung von Zellen in der Intercellularsubstanz angenommen, und ebenso Unger (Grundz. d. Anatomie. 45) bei Phanerogamen denselben Vorgang angeführt, Beide aber haben nichts weniger als genügende Beweise für ihre Ansicht beigebracht. In jener Dissertation suchte ich an kryptogamischen Wassergewächsen nachzuweisen, daß die frühere Vorstellung, als müssen die Zellen unter der Form von sehr kleinen Bläschen entstehen, falsch sei, und daß eine Theilung der Zellen durch Bildung von Scheidewänden, welche den Inhalt der Mutterzelle abschnüren, vorkomme, allein erst nachdem ich den Primordialschlauch entdeckt hatte, gelang es mir, den Vorgang bei dieser Scheidewandbildung genauer zu verfolgen (in der Umarbeitung der obigen Dissertation in meinen Verm. Schriften. 1845). Ehe dieses noch geschehen war, wurde von Schleiden (Beiträge zur Phytogenesis, in Müller's Archiv. 1838) die freie Zellbildung entdeckt und für die einzige Bildungsweise der Zellen erklärt, wodurch die ganze Lehre von der Entwickelungsweise der Zellen in eine vielfach falsche Bahn gedrängt wurde, aus welcher sie hauptsächlich wieder durch Unger und Nägeli auf den wahren Weg zurückgeführt wurde, indem diese die große Verbreitung des Theilungsprocesses der Zellen nachwiesen.

a) Theilung der Zelle.

Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird durch Veränderungen eingeleitet, welche der Primordialschlauch der sich theilenden Zelle erleidet, in deren Folge sich Scheidewände entwickeln, welche von der Peripherie der Zelle allmälig nach innen zu wachsen und die Zellhöhlung in zwei oder mehrere getrennte Höhlungen abtheilen. Diesem Processe geht in beinahe allen Fällen eine Bildung von ebenso vielen Zellenkernen, als sich

Digitized by Google

in der Mutterzelle Abtheilungen bilden, voraus; in seltenen Fällen fehlt dagegen dieser Vorgang, und es beschränken sich die Veränderungen des Zelleninhalts auf Erscheinungen, die sich am Primordialschlauche zeigen.

Diesen zweiten, einfacheren Vorgang untersuchte ich vorzugsweise bei Conferva glomerata (Verm. Schriften, S. 623). Diese Conferve (Tab. I. Fig. 1) zeigt an zwei Stellen ein Wachsthum und Zellenvermehrung. Der Hauptkörper derselben besteht aus einer Reihe cylindrischer Zellen von ungefähr gleicher Länge; von diesen verlängert sich die Endzelle (*a*) auf das Doppelte einer Zellenlänge (Fig. 2) und theilt sich in ihrer Mitte (Fig. 2, *a*) durch eine Querwand in zwei Zellen von gewöhnlicher Länge, von welchen die untere unverändert bleibt, die obere dagegen dieselben Veränderungen wie die bisherige Endzelle erleidet u. s. w. Während sich auf diese Weise der Faden verlängert, so bildet sich an vielen der älteren Zellen des Fadens seitwärts (Fig. 1, *b*) an ihrem oberen Ende eine Ausstülpung ihrer Membran, welche allmälig zu einem cylindrischen Auswuchse (Fig. 1, *c*) von der Größe einer Zelle heranwächst, welche sich durch eine Scheidewand (Fig. 1, *d*) an ihrer Basis von der Stammzelle abschnürt, nun dasselbe Längenwachsthum und dieselbe Theilung in ihrer Mitte (Fig. 1, *e*), wie die Endzelle des Stammes zeigt und so zur Bildung eines Astes Veranlassung giebt, der sich auf gleiche Weise verzweigen kann. Auf diese Weise werden also bei dieser Pflanze niemals kleine Zellen, welche noch ein Wachsthum nöthig hatten, gebildet, sondern jede Zelle besitzt schon von Anfang an nahezu die Dimensionen, welche sie später beibehält, indem nur noch ein geringes Wachsthum in die Breite an ihr vorkommt.

Der Vorgang bei der Bildung der Scheidewand ist folgender. Die Zellen sind von einem Primordialschlauche ausgekleidet, auf dessen innerer Seite eine Schichte von Chlorophyllkörnern (Tab. I. Fig. 5, 6) liegt, welche sich auf Einwirkung von Substanzen, welche dem Leben der Pflanze schädlich sind, wie von Alkohol, Säuren u. s. w. vom Primordialschlauche (Fig. 5, *a*) lostrennt, so wie sich der letztere seinerseits unter diesen Umständen von der Zellwandung ablöst. An der Stelle, an welcher sich eine Scheidewand bildet, wächst aus dem Primordialschlauche eine ringförmige Falte hervor, welche sich allmälig verengt und die Chlorophyllschichte, die sich eine Strecke weit vom Primordialschlauche ablöst, mehr und mehr zusammenschnürt (Fig. 5). Während dieser Zeit setzt sich auf der ganzen äußeren Fläche des Primordialschlauches eine Cellulosemembran ab (Fig. 3. 4); so weit diese zwischen der äußeren Fläche des Primordialschlauchs und der inneren Fläche der sich theilenden Zelle verläuft, reiht sie sich den secundären Schichten der letzteren als deren jüngste und innerste an; an der Stelle dagegen, an welcher der Primordialschlauch die beschriebene Einfaltung bildet, setzt sich diese Cellulosehaut in die Duplicatur der Falte fort und bildet so eine aus einer doppelten Membran bestehende, ringförmige, dünne, unvollständige Scheidewand. Diese ringförmige Falte und die in ihr liegende Cellulosemembran ziehen sich mehr und mehr zusammen, bis die Oeffnung in der Mitte verschwindet, die Chlorophyllschichte und der Primordialschlauch in zwei Theile abgeschnürt sind und die Cellulosemembran als vollständige Scheidewand auftritt (Fig. 6). Es haben sich auf diese Weise ohne bedeutende Störung des Inhaltes der Mutterzelle in derselben zwei Tochterzellen gebildet, welche den gesammten Inhalt der Mutterzelle in sich aufgenommen haben, und deren Membranen, so weit sie an die Membran der Mutterzelle angränzen, als Verdickungsschichten von dieser

Digitized by Google

dienen, wo dagegen die Tochterzellen einander berühren, als Scheidewand der Mutterzelle erscheinen.

Anmerk. 1. Ich habe von den eben erzählten Vorgängen eine mehr ins Einzelne gehende Beschreibung gegeben, weil ich glaube, diesen Vorgang genauer, als es von Andern geschehen ist, verfolgt zu haben. Nägeli (Zeitschr. I. 98) glaubte, meine Darstellung der Abschnürung des Zelleninhaltes durch eine in die Zelle hineinwachsende Falte sei unrichtig; er sprach dem Primordialschlauche die Eigenschaft einer Membran ab und hielt denselben für eine Schleimschichte, welche nach innen zu nicht scharf begränzt sei, und an deren Inneres die Chlorophyllkörner angeheftet seien; er nahm ferner von der Chlorophyllmasse an, daß sie nicht allmälig von außen nach innen, sondern zu gleicher Zeit quer durch den ganzen Zellenraum in zwei Abtheilungen zerfalle, an welcher Stelle nun die Schleimmasse zu gleicher Zeit, und plötzlich, als eine doppelte Schichte eine Querwand bilde, welche die eigentliche Zellhaut absondere. Diese Angaben stimmen sämmtlich mit der Natur nicht überein; die Bildung der Scheidewand ist eine allmälige, die Zeit, welche zur Bildung derselben nöthig ist, beträgt, nach Mitscherlich (Monatsberichte d. Akad. zu Berlin. Nov. 1847.), 4 — 5 Stunden.

Anmerk. 2. Die Theilung der Zellen ohne vorausgegangene Bildung eines Zellenkerns scheint nur bei Zellenpflanzen, und vorzugsweise bei Algen vorzukommen. Beobachtet wurde sie von Nägeli bei Oscillationen, Nostochinen und Diatomeen. Sie wurde von Unger auch auf die Phanerogamen ausgedehnt, indem er zu finden glaubte, daß in manchen Fällen die Kerne erst in den bereits gebildeten Zellen auftreten, eine Angabe, welche bestimmt auf einem Beobachtungsfehler beruht.

Auf eine von der bei Conferva glomerata beschriebenen Weise ziemlich abweichende Art erfolgt die Theilung der Zellen bei den Desmidiaceen (vergl. Focke, physiolog. Studien, 1stes Heft; Ralfs, the british Desmidieae, 5). Bei diesen einzelligen Algen besteht die Zelle aus zwei symmetrischen Hälften, deren Gränze bald nur durch eine Linie (z. B. bei Closterium) angedeutet ist, bald in einer oft sehr bedeutenden Einschnürung (z. B. bei Euastrum, Cosmarium) verborgen liegt. Wenn sich nun die Zelle theilt, so trennen sich diese beiden Hälften der Zelle von einander, indem sich ein neuer, aus einer sehr zarten, eine Fortsetzung der Zellmembran bildenden Haut bestehender Theil zwischen denselben ausbildet, welcher sich in der Mitte durch eine Scheidewand in zwei Hälften abtheilt, so daß nun die ursprüngliche Zelle in zwei Zellen zerfallen ist, von denen jede aus der einen Hälfte der ursprünglichen, erwachsenen Zelle und aus einem oft sehr kleinen Rudimente einer zweiten Hälfte besteht. Diese zweite Hälfte vergrößert sich alsdann, bis sie in Hinsicht auf Form und Größe der älteren Hälfte gleich geworden ist, worauf der Theilungsproceß aufs neue beginnt. Daß, wie Ralfs annimmt, derselbe Vorgang sich auch bei der Theilung der Zellen der Nostochinen, der Zygnemen und vieler Conferven wiederholt, ist zweifelhaft.

In allen Fällen, in welchen bei den mit einem Stengel und Blatt versehenen Pflanzen eine Theilung der Zellen vorkommt, und ebenso in vielen Fällen bei den Thallophyten geht der Bildung der Scheidewände die Entwickelung von ebenso vielen Zellenkernen, als sich in der Zelle Abtheilungen bilden, voraus. Die Entstehung dieser Kerne ist eine doppelte, entweder bilden sie sich neu, oder es zerfällt ein schon gebildeter Kern durch Theilung in mehrere.

Wenn sich in einer Zelle Kerne neu bilden, so häufen sich an den Stellen, an welchen sie auftreten sollen, nicht scharf begränzte Massen von Protoplasma an, welche nach innen zu an Dichtigkeit zunehmen. Später bemerkt man, namentlich bei Einwirkung von Jod, in der Mitte einer je-

Digitized by Google

den dieser Massen einen kugelförmigen, aus einer schleimig-körnigen Substanz gebildeten Körper, welcher homogener als das ihn umgebende Protoplasma und häufig weit durchscheinender ist, sich bald nach außen zu scharf begränzt und in seinem Innern beinahe ohne Ausnahme ein oder mehrere scharf umschriebene runde Körnchen (die Kernkörperchen) enthält; den größeren kugeligen Körper selbst nennt man Zellenkern, Cytoblast. Gewöhnlich besitzt der Zellenkern bei seinem ersten Auftreten eine geringere Größe, als später, so daß ein Wachsthum desselben nicht zu verkennen ist. Die Oberfläche ausgebildeter Kerne erscheint glatt und scharf begränzt, wobei sich aber nicht mit Gewißheit entscheiden läßt, ob an ihnen eine umkleidende Membran und ein von dieser verschiedener Inhalt unterschieden werden muß, oder ob das membranartige Aussehen der äußeren Schichte einer etwas größeren Dichtigkeit zuzuschreiben ist; die Kernkörperchen erscheinen anfänglich immer als solide Körner, später höhlen sie sich häufig blasenförmig aus. Sowohl die Substanz des Kernes selbst, als die der Kernkörperchen färbt sich mit Jod gelb.

Anmerk. Ueber die Art und Weise, wie sich der Kern in dem körnigen Protoplasma bildet, sind die Ansichten sehr abweichend. Der Erste, welcher die Bedeutung des Kerns erkannte, und seine Entwickelung verfolgte, war Schleiden. Nach seiner Ansicht (Grundzüge 3. Aufl. I. 208) bilden sich in dem Protoplasma zuerst größere Kügelchen (die späteren Kernkörperchen), um welche sich die anderen Körnchen anhäufen, mehr oder weniger zusammenfließen und sich zum Kern vereinigen. Nach der Ansicht von Nägeli (Zeitschr. f. wissensch. Bot. III. 100) vereinigt sich dagegen nicht gleich eine bedeutendere Masse zum Kerne, sondern es soll derselbe als ein sehr kleines Gebilde auftreten, indem man die Anfänge der Kernbildung schon unterscheiden könne, während sie erst wenig größer als die Kügelchen des Protoplasma seien. Auch er nimmt an, daß sich zuerst das Kernkörperchen bilde, um welches sich alsdann eine Schichte von Protoplasma lege, die sich ihrerseits wieder mit einer durch Jod nicht zu färbenden Membran von Gallerte umgebe. Gegen diese beiden Darstellungen spricht sich W. Hofmeister (Entwickelung d. Pollens, in Bot. Zeit. 1848. Die Entstehung des Embryo 1849. 62) entschieden aus. Nach seinen Untersuchungen geht der Bildung des Kerns die Entstehung der Kernkörperchen nicht voraus, und man trifft nie frei im Zellsaft schwimmende Kernkörperchen an, sondern es tritt der Kern unter der Form eines kugeligen Tropfens einer schleimigen Flüssigkeit auf, welche sich später an ihrer Oberfläche mit einer Membran umkleidet. Anfänglich ist in manchen Fällen in dem Kerne keine Spur eines Kernkörperchens zu sehen, und es bilden sich erst später ein oder mehrere (bis zu 20) in demselben, während in anderen Fällen schon von Anfang an ein oder mehrere Körnchen einer festeren Substanz in der Flüssigkeit des Kerns schwimmen, welche sich aber nicht gerade alle zu Kernkörperchen ausbilden müssen, indem nur eines sich stärker vergrößern und mit einer Membran umkleiden kann, während die anderen sich auflösen. Mir scheint die letztere Darstellung, wenn ich von der Membran des Kernes und der Kernkörperchen absehe, von deren Existenz ich mich bis jetzt nicht überzeugen konnte, die richtigere, die von Nägeli entschieden falsch zu sein.

Die zweite Entstehungsweise eines Kernes durch Theilung eines bereits vorhandenen in der Mutterzelle liegenden Kernes scheint weit seltener, als Neubildung desselben zu sein, indem sie bis jetzt nur in wenigen Fällen, in den Mutterzellen der Sporen von Anthoceros, bei der Bildung der Spaltöffnungen, in den Filamentenhaaren von Tradescantia u. s. w von mir, Nägeli und Hofmeister beobachtet wurde; möglicherweise ist aber auch dieser Vorgang ein sehr verbreiteter, indem wir, wie das Vorausgehende zeigt, von der Entstehung der Kerne noch sehr wenig unterrichtet sind. Nägeli glaubt, daß bei diesem Vorgange die Membran des Kerns auf ähnliche Weise wie bei den Zellen eine Scheidewand bilde, und daß alsdann die beiden Abtheilungen in Form von zwei getrenn-

Digitized by Google

ten Zellen auseinandertreten. Von einer solchen membranosen Scheidewand konnte ich ebensowenig als von einer Membran des Kerns überhaupt etwas sehen und mir schien die Theilung durch allmälige Abschnürung vor sich zu gehen. Nach der Darstellung von W. Hofmeister (die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. 7) löst sich die Membran des Kernes auf; die Substanz desselben erhält sich dagegen in der Mitte der Zelle, es häuft sich um dieselbe eine körnige Schleimmasse an; diese zerfällt, ohne von einer Membran umhüllt zu sein, in zwei Massen, und diese umkleiden sich später mit einer Membran und stellen nun zwei Tochterkerne dar.

Eine noch ungelöste Frage ist, wie oft sich der Theilungsproceß der Kerne wiederholen kann, ob derselbe ins unbegränzte fortgeht, oder ob er nach einmaliger oder mehrmaliger Theilung erlischt und alsdann die Bildung eines neuen Kernes nothwendig wird. Bei den Sporen von Anthoceros fand ich eine zweimalige Theilung, indem sich in der Mutterzelle derselben eine Masse bildete, welche zuerst in zwei Abtheilungen zerfiel, von denen alsdann jede sich in zwei Kerne theilte. Dasselbe fand Wimmel (zur Entwickelungsgeschichte d. Pollens. Bot. Zeit. 1850. 225) bei der Entstehung der Pollenkörner. In diesen Fällen kommt also eine zweimalige Theilung vor. Anders verhält es sich dagegen, nach Wimmel, bei der Bildung der Mutterzellen selbst, indem sich in einer dieser Zellen, wenn sie sich theilen will, ein neuer Kern bildet, welcher sich theilt und zur Entstehung von zwei Tochterzellen Veranlassung giebt. Wenn sich nun eine dieser Tochterzellen wieder theilen soll, so nimmt ihr Kern keinen Antheil daran, sondern wird resorbirt, und es bildet sich ein neuer Kern, welcher sich theilt u. s. w.; so daß hier also jeder Kern nur einer einmaligen Theilung fähig ist.

Die Anzahl der Kerne, welche sich in einer Zelle bilden, ist sehr verschieden; in den meisten Fällen, namentlich bei der Bildung von Parenchymzellen in der Rinde, im Marke, bei der Bildung von Holzzellen im Cambium sind es deren zwei, in langgestreckten Zellen dagegen, namentlich in Haaren, welche sich in gegliederte Haare umwandeln, findet man oft ein halbes Dutzend und mehr Kerne in einer Reihe liegen. Ebenso wechselt das Verhältniß der Größe des Kerns zum Lumen der Zelle; in den Prosenchymzellen des Holzes, in den Zellen der Rinde und der Korkschichte der Dicotylen fand ich die Kerne verhältnißmäßig sehr klein; in den Haaren dagegen, in den Zellen sehr kleiner, noch in den Knospen liegender Organe, wie in den jungen Blättern, in den Zellen der Wurzelspitze, in welchen Organen die Zellen sich theilen, so lange dieselben noch sehr klein sind, nehmen dagegen die Kerne einen sehr beträchtlichen Theil der Zellhöhlung ein.

Der Bildung der Kerne folgt bald die Bildung von Scheidewänden zwischen je zweien der erstern, welche darauf beruht, daß sich der Primordialschlauch auf dieselbe Weise, wie es oben von Conferva glomerata beschrieben wurde, einfaltet und eine bis zum Centrum der Zelle sich erstreckende Scheidewand bildet, und daß sich während dieses Vorganges auf der äußeren Seite des Primordialschlauches Cellulosemembranen absetzen, welche, so weit sie an die Mutterzelle gränzen, secundäre Schichten derselben bilden, so weit sie an eine benachbarte Tochterzelle anstoßen, das eine Blatt einer die Mutterzelle theilenden Scheidewand darstellen. Die Zahl und die Richtung dieser Scheidewände hängt durchaus von der Zahl und Lage der Zellenkerne ab, indem ein jeder derselben das Centrum einer

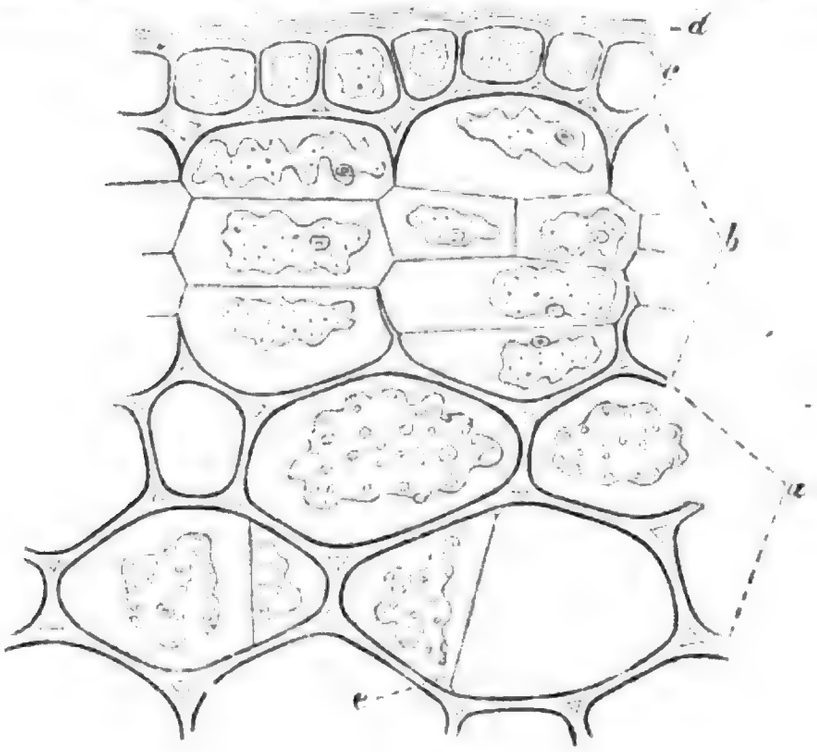
Digitized by Google

Tochterzelle wird. Die Tochterzellen füllen den Raum der Mutterzellen genau aus, so daß keine Spur eines Intercellularganges zwischen ihnen verläuft und der ganze Inhalt der Mutterzelle in die Höhlungen der Tochterzelle aufgenommen wird.

Da die während der Bildung der Scheidewände sich ablagernde Membran der Tochterzellen unmeßbar dünn ist, dagegen die Membran der Mutterzelle bereits vor der Theilung gewöhnlich eine bemerkbare, oft schon eine beträchtliche Dicke besaß, so findet natürlicherweise, wenn man kurz nach geschehener Theilung der Zellen ein Zellgewebe untersucht (Fig. 58),

Fig. 58.

Aeußere Rindenschichte von Cereus peruvianus. — *a*. Rindenzellen mit contrahirtem Primordialschlauch, zum Theile mit frisch gebildeten Scheidewänden (*e*) versehen. *b*. Korkzellen in der äußeren Schichte der Rindenzellen, durch Theilung derselben frisch gebildet. *c*. Epidermiszellen *d*. Cuticula.



ein sehr bedeutender Unterschied in der Dicke der verschiedenen Seiten der dasselbe zusammensetzenden Zellen statt, indem einzelne Wandungen derselben aus den mit einander verwachsenen Membranen der Tochterzellen, andere aus diesen und den mit ihnen verwachsenen Membranen der Mutterzellen bestehen. Es ist dieses Verhältniß bei der Untersuchung mancher in der Entwickelung begriffenen Organe in hohem Grade auffallend, z. B. bei der Bildung eines Periderma in den äußeren Rindenzellen, wo die meisten neugebildeten und dünnen Scheidewände mit der Epidermis parallel laufen, bei der Rinde rasch wachsender Dicotylen, in deren Zellen die Scheidewände senkrecht auf die Epidermis liegen, im Cambium, wo die Scheidewände parallel mit der Rinde liegen, in gegliederten Haaren u. s. w. Zeigen die Tochterzellen kein oder kein bedeutendes Wachsthum mehr, so ist dieses Verhältniß der Wanddicke der Zellmembranen ein dauerndes, und man kann deutlich, wenn sich die Membranen der Tochterzellen durch Ablagerung von Schichten verdickt haben, ihre Membran ihrem ganzen Verlaufe nach von der Membran der Mutterzelle unterscheiden, z. B. im Marke von Taxodium distichum. Wenn dagegen, wie das gewöhnlich der

Digitized by Google

Fall ist, die Tochterzellen sich nach ihrer Bildung stark vergrößern, so ändert sich dieses Verhältniß. Es muß in diesem Falle die Membran der Mutterzelle natürlicherweise an der Ausdehnung der Tochterzellen Theil nehmen und im Verhältnisse dieser Ausdehnung dünner werden; in Folge hievon verschwindet in den meisten Fällen, besonders wenn sich in den Tochterzellen die Theilung und damit die Ausdehnung wiederholt, die Membran der Mutterzelle für das Auge vollkommen.

Die Tochterzellen füllen, wie schon bemerkt, den Raum der Mutterzelle bei ihrer Entstehung vollkommen aus. Man findet deßhalb in allen in der ersten Entwickelung begriffenen Geweben keine Spur von einem Intercellulargange. Die letzteren bilden sich erst später durch Auseinanderweichen der Zellmembranen an den Kanten der Zellen und sind nicht, wie es gewöhnlich dargestellt wird, die Ueberreste des freien, zwischen kugelförmigen Zellen, welche sich erst in Folge ihres Wachsthums an einander pressen, gelegenen Raumes. Auf ähnliche Weise entstehen die Spaltöffnungen durch das Auseinanderweichen zweier durch Theilung einer Mutterzelle entstandener Zellen.

Anmerk. Daß die Bildung der Zellen in allen Organen der Pflanze (die im Embryosacke entstehenden Zellen ausgenommen) auf Theilung der älteren Zellen beruhe, konnte längst keinem aufmerksamen Beobachter, wenn er nicht durch vorgefaßte Meinungen irre geleitet wurde, entgehen. Schon Meyen (Physiol. II. 344) erklärte diesen Bildungsproceß der Zellen für einen sehr allgemeinen; vorzugsweise waren es aber Unger (Linnaea 1841. 402. Bot. Zeit. 1844. 489), welcher später diesen Proceß mit dem Ausdrucke der merismatischen Zellenbildung bezeichnete, und Nägeli (Zeitschr. f. wiss. Bot., Heft III. 49. 1846), welcher den Ausdruck der wandständigen Zellbildung gebraucht, die sich für das allgemeine Vorkommen dieses Bildungsprocesses aussprechen, indem ihn der Erstere für den gewöhnlichen erklärte, der Zweite demselben die Bildung aller vegetativen Zellen zuschrieb. Der bei der Theilung der Zellen stattfindende Vorgang wurde dagegen auf andere Weise, als es von mir geschehen ist, aufgefaßt. Meyen nahm an, daß sich die Zellmembran selbst einfalte und auf diese Weise die Scheidewand bilde, was entschieden unrichtig ist; Unger glaubte, die Scheidewand sei ursprünglich einfach und spalte sich später in zwei Blätter; Nägeli läugnete, daß sich die Scheidewand allmälig in der Richtung von außen nach innen bilde, indem er annahm, es bilde sich rings um den Raum der Tochterzelle die Membran derselben gleichzeitig, woraus natürlicherweise folgen würde, daß sich die aus den Membranen zweier benachbarter Tochterzellen bestehende Scheidewand zu gleicher Zeit quer durch den Raum der Mutterzelle bilden würde.

In Hinsicht auf diesen letzteren Punkt gebe ich allerdings gerne zu, daß es selten gelingt, die allmälige Ausbildung der Scheidewände in Folge der Einfaltung des Primordialschlauches zu beobachten, allein in einzelnen Fällen habe ich diesen Vorgang aufs entschiedenste gesehen. Die oben gegebene Darstellung beruht hauptsächlich auf Beobachtungen, welche ich an den Mutterzellen von Pollenkörnern und an den Zellen, welche in die Porenzellen der Spaltöffnungen zerfallen, anstellte. Daß die Mutterzellen der Pollenkörner sich durch Scheidewände theilen, welche von außen nach innen wachsen, hat bereits Mirbel (récherches sur le Marchantia) im Jahre 1833 erkannt; die Richtigkeit dieser Beobachtungen wurde jedoch von Nägeli (Entwickelungsgeschichte der Pollenk. 1842) geläugnet und behauptet, daß sich im Innern der Mutterzellen secundäre Zellen (welche er Specialmutterzellen nannte) bilden und daß die scheinbaren Scheidewände nichts anderes, als die aneinanderliegenden Wandungen dieser Zellen seien, die sich nicht in der Richtung von außen nach innen, sondern gleichzeitig rings um ihren Inhalt bilden, eine Ansicht, welche auch W. Hofmeister (Entwickel. d. Pollens. Bot. Zeit. 1848. 654) theilte. Daß diese Darstellung unrichtig ist, und daß die Scheidewände von außen nach innen wachsen (vergl. Tab. I. Fig. 8 — 11, welche verschiedene Entwickelungsstufen der Mutterzellen der Pollenkörner von Althaea rosea darstellen), wurde schon von Unger (über merismat. Zellbildung bei der Entwickelung der Pollenkörper, im Berichte der Vers. der Naturforscher zu Grätz) angegeben, und mir blieb über die-

Digitized by Google

sen Punkt gar kein Zweifel übrig, da es mir gelang, Mutterzellen von Pollenkörnern, deren Scheidewände erst halb gebildet waren, zu zersprengen und den unverletzten Primordialschlauch (Tab. I. Fig. 10), welcher durch die Einfaltungen in vier kugelförmige, im Centrum zu einer gemeinschaftlichen Höhlung verbundene Abtheilungen zur Hälfte abgeschnürt war, frei darzustellen. Daß auf gleiche Weise bei der Bildung der Spaltöffnungen sich nicht, wie Näaeli angiebt, in der Mutterzelle secundäre Zellen, zwischen welchen ein Intercellulargang verläuft, bilden, habe ich anderwärts zu zeigen gesucht (Verm. Schrift. 252.). An diese Beobachtungen schließen sich die von Henfrey (Ann. of nat. history. T. XVIII. 364.) genau an. In der unendlichen Mehrzahl der Fälle gelingt es allerdings bei Untersuchung eines Zellgewebes, dessen Zellen in Vermehrung begriffen sind, nicht, das allmälige Hineinwachsen der Scheidewände von außen nach innen zu beobachten, und wenn ich annehme, daß dieser Proceß allgemein stattfinde, so stütze ich mich allerdings nur auf die Analogie von wenigen Fällen, in welchen ich die Zellbildung in ihrer allmäligen Entwickelung verfolgte, allein es scheint mir logisch richtiger zu sein, auf wenige, aber genau untersuchte Fälle das Hauptgewicht zu legen, als solche Beobachtungen nicht zu beachten und die halben, wenn gleich zahlreichen Beobachtungen, bei welchem man dieses allmälige Hineinwachsen der Scheidewand nicht sieht, allein die Art und Weise, wie sich dieselbe bildet, überhaupt nicht erkennt, bei der Lehre von der Entwickelung der Zellen als Basis zu benutzen.

b) Freie Zellbildung.

Bei der freien Zellbildung entwickelt sich in einer Flüssigkeit, welche bildungsfähige Stoffe enthält, ohne Mitwirkung einer Mutterzelle die Zellmembran im Umkreise einer in der Flüssigkeit schwimmenden Masse einer stickstoffhaltigen Substanz. Beim naturgemäßen Verlaufe der Vegetation kommt dieser Zellenbildungsproceß nur im Innern von Zellen vor; unabhängig vom Leben der Mutterpflanze kann derselbe bei Erzeugung von Schmarotzerpilzen, Hefenzellen u. s. w. sowohl in der sich zersetzenden Flüssigkeit von Zellen, als in ausgeschiedenen oder ausgepreßten Säften vorkommen. Bei normaler freier Zellbildung besitzen die Tochterzellen gewöhnlich eine im Verhältniß zur Mutterzelle unbedeutende Größe und stehen mit der Wandung der letzteren in keiner oder wenigstens nicht in nothwendiger Verbindung.

Bei den Phanerogamen kommt freie Zellbildung nur im Embryosacke vor, in welchem sowohl die erste Anlage zum Embryo (das Embryobläschen), als die Zellen des Endosperms auf diese Weise entstehen; bei den Kryptogamen kommt sie nur bei der Bildung von Sporen bei den Flechten und einem Theile der Algen und Pilze vor.

Gewöhnlich geht der Bildung von freien Zellen die Bildung von Zellenkernen voraus. In diesem Falle macht eine mehr oder weniger reichliche Anhäufung von Protoplasma in der Mutterzelle die erste Einleitung zur Bildung der Tochterzellen. Dasselbe füllt den Raum der Mutterzellen bald aus, z. B. die Mutterzellen der Sporen bei den Flechten, Pezizen u. s. w., bald findet es sich in einer verhältnißmäßig geringen Menge unter der Form von nicht scharf begränzten wolkigen Massen und von Strömchen, wie dieses im Embryosacke gewöhnlich ist (Tab. I. Fig. 12. *s.*). In diesem Protoplasma bilden sich einzelne Concentrationspunkte unter der Form von mehr oder weniger durchscheinenden Kernen, um welche sich eine größere oder kleinere Partie des benachbarten Protoplasma sammelt, anfänglich keine feste Begränzung zeigt, sich später an ihrer Oberfläche durch Bildung eines Primordialschlauchs scharf abgränzt, worauf dann rasch die Bildung einer Cellulosemembran, welche den ganzen stickstoffhaltigen Inhalt umschließt, folgt (Tab. I. Fig. 13. *b.* 14. *b.*).

Digitized by

Anmerk. Es ist das Verdienst von Schleiden, die freie Zellbildung und die Abhängigkeit, in welcher die Entstehung einer Zelle von der Bildung eines Zellenkerns steht, entdeckt zu haben; er ließ sich dagegen durch diese Entdeckung zu der Täuschung verleiten, daß diese Bildungsweise der Zelle die einzige in der Natur vorkommende sei. In Folge dieser Hypothese würden die Zellen, welche sich in andern Zellen bilden, immer weit kleiner als die Mutterzellen sein und sich allmälig ausdehnen, bis sie den Raum der Mutterzelle ausfüllen und mit ihren Wandungen zusammenstoßen würden. Da nun dieser ganze Proceß in Zellen, welche körnige Bildungen, wie Chlorophyllkörner, Amylumkörner u. s. w. enthalten, nicht ohne Verdrängung dieser Bildungen stattfinden könnte, und doch in einer derartigen Zelle, in welcher eine Theilung vorkommt, alle diese Gebilde nach der Theilung noch vorhanden sind, so hatte Schleiden zur Erklärung dieses Umstandes eine Hülfshypothese nöthig, namentlich die Annahme, daß diese Gebilde sich im Raume der Mutterzellen außerhalb der Tochterzellen auflösen und innerhalb der letztern wieder neu bilden. Da aber von diesem Vorgange in der Natur nichts zu bemerken ist, so ist schon durch ihn allein die Allgemeinheit der freien Zellbildung widerlegt. Wenn nun auch Schleiden in der neuesten Zeit (Grundz. 3te Ausg. I. 213.) in Folge der Beobachtungen Nägeli's nicht mehr läugnen konnte, daß eine Theilung der Zellen vorkomme, so ist er doch weit entfernt, die allgemeine Verbreitung dieses Vorganges anzuerkennen, indem er sich nur auf die frühere, von Nägeli selbst zurückgenommene Ansicht beruft, daß bei den Phanerogamen diese Bildung nur bei den Specialmutterzellen der Pollenkörner vorkomme, dagegen gänzlich ignorirt, daß durch Nägeli und Andere diese Bildungsweise für alle anderen Zellen, als für die im Embryosacke entstehenden, nachgewiesen wurde; in Folge hievon schreibt Schleiden noch immer der freien Zellbildung einen Einfluß auf die Entwickelung der Pflanze zu, der ihr keineswegs zukommt. Wenn er angiebt, daß sich im Embryobläschen die Zellen nach diesem Gesetze entwickeln, so ist dieses ganz entschieden falsch, denn alle neueren Beobachtungen stimmen darin überein, daß sich der Embryo aus dem Keimbläschen durch Zellentheilung entwickelt; nicht minder unrichtig ist es, daß sich die freie Zellenbildung in den gegliederten Haaren verfolgen lasse und ebensowenig stimmt es mit der Bildungsweise anderer Pflanzen überein, wie angegeben wird (Grundz. I. 211), daß in der Wurzelspitze und im Stengeltriebe von Cypripedium sich Zellen in Zellen bilden und die Mutterzellen resorbirt werden. Aus der ganzen Darstellung geht hervor, daß Schleiden auch nicht ein einziges Mahl die Theilung einer Zelle beobachtete.

Die erste Darstellung, welche Schleiden von dem Zellenbildungsprocesse gab (Beiträge zur Phytogenesis in Müller's Archiv. 1838), war in mancher Beziehung mangelhaft. Es war ihm der wichtige Umstand, daß es stickstoffhaltige Substanzen sind, von welchen die Bildung des Kernes und der Zelle ausgehen, gänzlich entgangen, denn er hielt die Körnchen des Protoplasma, welches er mit dem Ausdrucke Schleim bezeichnete, für identisch mit den Körnchen des Gummi, und glaubte, das Protoplasma könne durch Amylum ersetzt werden und gehe ähnliche Metamorphosen, wie dieses, ein, denn er führt ausdrücklich an, im Pollenschlauche sei Stärkmehl oder der dasselbe ersetzende körnige Schleim vorhanden, diese Stoffe werden aber bald aufgelöst und gelen in Zucker oder Gummi über. Bei der Bildung eines Kernes sollten nun im Gummi jene kleinen Schleimkörner entstehen, darauf einige größere Körnchen und bald auch die Kerne sich zeigen. Wenn sich alsdann die Zelle bilde, so hätte sie anfänglich die Form eines Kugelsegmentes, dessen plane Seite vom Cytoblasten, dessen convere Seite von der Zellmembran gebildet werde. Anfänglich sei die Zellmembran in Wasser auflöslich, allein bald dehne sie sich mehr und mehr aus und werde consistenter und ihre Wandung bestehe nun, mit Ausnahme des Cytoblasten, der stets einen Theil der Wand bilde, aus Gallerte. Die Zelle werde nun bald so groß, daß der Cytoblast endlich nur als ein kleiner, in einer der Seitenwände eingeschlossener Körper erscheine. Der Cytoblast könne den ganzen Lebensproceß der Zelle mit durchmachen, wenn er nicht bei Zellen, die zu höherer Entwickelung bestimmt seien, entweder an seinem Orte, oder nachdem er gleichsam als müssiges Glied abgestoßen, in der Höhlung der Zelle aufgelöst und resorbirt werde. Diese ganze Darstellung des Verhältnisses des Zellenkerns zur Zellmembran ist unrichtig. Der Zellenkern steht unter keinen Umständen mit der Zellmembran in Verbindung, denn er ist mit dem ganzen übrigen Inhalte der Zelle in den Primordialschlauch eingeschlossen. Seine Lage in der entstehenden Zelle ist, wie es mir scheint, immer central und seine Form meistens kugelförmig; später legt er sich allerdings häufig an eine Wandung der Zelle an und plattet sich ab. Die Abtheilung in wandständige und cen-

Digitized by Google

trale Zellenkerne, wie sie Nägeli durchzuführen suchte, ist nicht in der Natur begründet.

In den spätern Schriften Schleiden's werden die obigen Ansichten theilweise modificirt vorgetragen. Es wurde erkannt, daß das vermeintliche Gummi eine stickstoffhaltige Substanz sei, der Name Schleim dagegen beibehalten (Grundz. 1ste Aufl. I. 184), und von der jungen Zelle angegeben, daß sich in manchen Fällen, nachdem eine Seite derselben sich blasenförmig auf dem Zellenkerne erhoben habe, eine zweite Lamelle auf der freien Seite der letztern niederschlage und denselben vor der Auflösung schütze; es werden die speciellen Angaben, daß sich alle Zellen auf diese Weise bilden, mehr und mehr auf alle Organe der Pflanze ausgedehnt, selbst auf die Cambiumschichte der Dicotylen (Anatomie der Cacteen, S. 35.).

Obgleich es Regel ist, welche bei normaler Entwickelung der Zellen aller höheren Gewächse keine Ausnahme erleidet, daß in den stickstoffhaltigen Substanzen, welche zur Bildung einer freien Zelle Veranlassung geben, Zellenkerne auftreten, so ist dieses doch nicht nothwendige Bedingung, sondern es scheint, daß jede aus Proteinverbindungen ganz oder theilweise gebildete kugelförmige Masse die Function eines Zellenkerns übernehmen, sich mit einer Cellulosemembran umkleiden und so die Bildung einer Zelle veranlassen kann. Dieses Verhältniß tritt sehr häufig bei der Bildung der Sporen von Algen ein, wo der Gesammtinhalt einer ganzen Zelle, z. B. bei Vaucheria, oder auch zweier copulirter Zellen, z. B. bei Zygnema, sich zu einer kugelförmigen Masse zusammenballt und mit einer Membran umkleidet. Nicht immer aber sind es solche größere, aus Amylumkörnern, Chlorophyllkörnern und Protoplasma zusammengesetzte Massen, welche zur Bildung einer Spore Veranlassung geben, sondern in sehr vielen Fällen können kleinere, aus der Vereinigung weniger Chlorophyllkörner hervorgegangene kugelförmige Massen des grünen Inhalts und ohne Zweifel auch einzelne Chlorophyllkörner dieselbe Function übernehmen, weßhalb Kützing die in den Zellen der Algen liegenden Körner Gonidia benannte. Auf die auffallendste Weise geschieht dieses bei Hydrodictyon, wo in jeder Zelle die aus Chlorophyllkörnern hervorgehenden Sporidien sich an der ganzen innern Fläche der Mutterzelle netzförmig zusammenordnen, in Zellen, die an den Ecken verwachsen, sich umwandeln und so zusammen ein neues Gewächs bilden.

Eine eigenthümliche Bildungsweise, welche die Theilung der Zellen und die freie Zellbildung verbindet, zeigen die Pollenkörner und die Sporen der höheren Kryptogamen. Die Mutterzelle derselben theilt sich nach vorausgegangener Entwickelung von vier, aus der Theilung eines einzigen Kernes hervorgehenden Zellenkernen und gleichzeitiger Resorption desjenigen Kernes, welcher zu ihrer Entstehung Veranlassung gegeben hat, durch Einfaltung ihres Primordialschlauchs und allmälige Ausbildung von Scheidewänden (deren es je nach der relativen Lage der Zellenkerne vier oder sechs sind) in vier Abtheilungen (Nägeli's Specialmutterzellen), oder sie theilt sich zuerst in zwei Abtheilungen, welche sich wieder in je zwei Kammern (Nägeli's Specialmutterzellen zweiten Grades) abtheilen. Diese Tochter- und Enkelzellen sind, so weit sie mit der Wandung der Mutterzelle in Berührung stehen, mit dieser verwachsen, es findet also bis zu diesem Zeitpunkte der gewöhnliche Theilungsproceß der Zellen statt (Tab. I. Fig. 8, 9, 11.). Nun aber umkleidet sich der Inhalt einer jeden dieser vier Abtheilungen mit einer neuen Membran (der innern Pollen- oder Sporenhaut), welche mit der Zellhöhlung, in der sie sich befindet, ungeachtet sie an der Membran derselben genau anliegt, nicht verwächst und später auf ihrer äußeren Fläche die äußere Pollen- (Sporen-) Haut absondert. Die Bil-

Digitized by Google

dung dieser innern Pollenzelle hat nun darin Aehnlichkeit mit der freien Zellenbildung, daß ihre Membran in der Höhlung einer andern Zelle im Umkreise eines Primordialschlauches, welcher einen Zellenkern enthält, entsteht, ohne mit der Mutterzelle zu verwachsen und eine secundäre Schichte von dieser darzustellen; sie unterscheidet sich aber von der freien Zellbildung dadurch, daß der Nucleus und der Primordialschlauch, um welche sich die Zellhaut bildet, bereits der Mutterzelle angehört und die Bildung von dieser selbst eingeleitet hatten, dagegen nicht für die Tochterzelle neu gebildet werden.

II. Die physiologischen Verhältnisse der Zelle.

Wie die Zelle in anatomischer Beziehung auf der einen Seite als ein selbständiger Organismus erscheint, welcher in sich abgeschlossen ist und seinen eigenen Bildungsgesetzen in seiner Entwickelung folgt, auf der andern Seite hingegen bei der großen Mehrzahl der Pflanzen nicht isolirt auftritt, sondern einen Theil eines größeren Ganzen bildet, mit welchem sie nicht bloß auf mechanische Weise verbunden ist, sondern durch dessen Einfluß ihre organische Ausbildung modificirt wird, so daß ihre Form, die Lage ihrer Tüpfel u. s. w. von den Verhältnissen ihrer Nachbarzellen abhängig sind, auf ähnliche Weise ist auch die physiologische Thätigkeit der Zelle auf der einen Seite eine selbstständige, auf der andern Seite eine von der Lebensthätigkeit der ganzen Pflanze abhängige und geregelte.

Die Lebensverrichtungen der Pflanzen zerfallen in zwei große Classen, in die der Ernährung und die der Fortpflanzung. Beide sind den Zellen übertragen. Der Antheil, welchen die einzelne Zelle an einer oder beiden dieser Functionen nimmt, ist je nach der niedereren oder höheren Organisation der Pflanze ein äußerst verschiedener.

Bei den niedersten Gewächsen, bestehen sie aus einer einzigen Zelle, wie Protococcus, oder aus fadenförmig an einander gereihten Zellen, wie die Conferven, ist jede einzelne Zelle im Stande, selbstständig zu leben. Sie saugt Flüssigkeiten aus ihrer Umgebung ein, respirirt, verarbeitet die aufgenommenen Substanzen zu Nahrungsstoffen u. s. w., kurz, das einfache Bläschen genügt zur Vollziehung der verschiedenen Functionen, welche beim Ernährungsproceß der Pflanzen zusammenwirken müssen. Je höher organisirt eine Pflanze ist, desto mehr sind diese verschiedenen Verrichtungen besonderen Organen übertragen, deren Function auf diese Weise eine specielle, einseitige wird und eben damit in Abhängigkeit von der Function der übrigen Organe tritt. Die Function der Einsaugung ist den Zellen der Wurzel, die Function der Athmung und der Verarbeitung der aufgenommenen Stoffe den Zellen des Blattes übertragen u. s. w Mit der Verbindung vieler Zellen zu einem ein gemeinschaftliches Leben führenden Ganzen tritt die Nothwendigkeit eines Uebertrittes des Saftes aus einem Organe ins andere, einer Saftströmung ein, deren die einfach gebaute Pflanze ganz entbehren kann. Diese Saftbewegung ist großentheils besonderen Zellen, welche am Ernährungsgeschäft selbst nur einen untergeordneten Antheil nehmen, übertragen.

Auf analoge Weise, wie die Zelle als Ernährungsorgan desto selbstständiger auftritt, je einfacher organisirt die Pflanze ist, findet dieses auch in Hinsicht auf ihre Thätigkeit als Fortpflanzungsorgan statt. Bei den niedersten Pflanzen ist dieselbe Zelle in ihren früheren Lebensperioden Ve-

Digitized by Google

getationsorgan, in ihrer späteren Periode Fructificationsorgan, indem sich in ihrer Höhlung Keimkörner bilden. Bei den höher organisirten Pflanzen sind dagegen diese beiden Functionen verschiedenen Zellen übertragen, wobei anfänglich, z. B. bei den Flechten, noch alle Fructificationsorgane gleicher Art sind, während bei den höher entwickelten Gewächsen auch unter diesen ein Gegensatz, ein männliches und ein weibliches Geschlecht, auftritt, deren Zusammenwirken zur Entstehung einer neuen Pflanze nothwendig ist.

Auf diese Weise sehen wir die Functionen des pflanzlichen Grundorgans, je complicirter der Bau der ganzen Pflanze wird, je mannigfacher die Lebensäußerungen des Ganzen sich gestalten, sich auf immer specieller werdende Thätigkeit beschränken. Hierbei drängt sich die Frage auf, in welchem Zusammenhange steht die vielfachere oder die speciellere Thätigkeit der Zellen mit ihrer Organisation? Auf diese Frage haben wir keine Antwort. Die Organisation der Zellen, die Substanz, aus welcher ihre Membranen bestehen, sind durch das ganze Pflanzenreich und durch alle Organe der einzelnen Pflanze so gleichförmig, daß bis jetzt der Zusammenhang, welcher zwischen Form und Organisation und zwischen der Function der Zelle bestehen muß, ein völlig unbekannter ist.

Die Function der Ernährung und die der Fortpflanzung bilden in allen den Fällen, in welchen die Fortpflanzung durch Sporen und Samen geschieht, einen scharfen Gegensatz, indem die Production dieser, durch Keimung eine neue Pflanze liefernder Organe immer den Tod des Fortpflanzungsorganes und in vielen Fällen der ganzen Pflanze zur Folge hat. Dagegen kommt noch eine zweite Art der Vermehrung, die Fortpflanzung durch Sprossen, vor, welche auf den gewöhnlichen Gesetzen des Wachsthums beruht und von den Vegetationsorganen ausgeht. Diese Vermehrungsweise ist in dem eigenthümlichen Wachsthume der Pflanze begründet. Es besteht, wenn wir von den einfachsten Formen des Pflanzenreiches absehen, die Pflanze nicht aus einer fest bestimmten Anzahl von Organen, welche mit einander sich entwickelnd und zu gleicher Zeit ihre volle Ausbildung erreichend ein geschlossenes Ganzes bilden und einem gemeinschaftlichen Tode verfallen, sondern die Organe der Pflanzen entwickeln sich nach einander in unbegränzter Reihenfolge, jeder frische Trieb ist jugendlich kräftig und fähig, unter günstigen Verhältnissen unabhängig von den übrigen Theilen für sich ein selbstständiges Leben zu führen und zu einer neuen Pflanze heranzuwachsen. Wenn auch alle Theile einer Pflanze ein gemeinschaftliches Leben führen, so bilden sie doch zusammen nicht Ein Individuum, sondern es sind einzelne aus einander hervorsprossende, in Folge ihrer Entstehung verwachsene Individuen. Welchen Theil wir als ein besonderes Individuum zu betrachten haben, richtet sich nach der Organisationsstufe des Gewächses. Wenn eine einzellige Pflanze sich in zwei Zellen theilt, so müssen wir jede Zelle als ein besonderes Individuum betrachten, z. B. bei den Diatomeen; bei den Thallophyten, z. B. den Flechten, kann jeder Lappen des Thallus, wenn er sich von dem übrigen Gewächse lostrennt, ein selbstständiges Leben führen; bei den höheren Pflanzen bildet jeder Ast eine Wiederholung des aus dem Samen aufgewachsenen Stammes und man betrachtet eine verästelte Pflanze als eine Sammlung von ebenso vielen Individuen, als Verzweigungen an derselben sich finden. Auf diese Weise ist eine verästelte Pflanze (wenn sie nicht durch die Production von Samen erschöpft wird), obgleich ein Theil nach dem andern altert und stirbt, in ihren frischen Trieben ewig jung; es sprossen jährlich neue lebens-

Digitized by Google

kräftige Individuen aus den älteren hervor und das Ganze hat kein natürliches Lebensende. Zugleich ist auch die Möglichkeit gegeben, daß eine Pflanze in Folge dieser immerwährenden Erzeugung von Sprossen durch auf natürlichem Wege von selbst eintretende oder durch künstliche Theilung allmälig in eine unbegränzte Zahl getrennter Pflanzen zerfällt. Auf diese Eigenschaft des unbegränzten Wachsthums hat unsere Sprache auf eine bezeichnende Weise den Ausdruck des Gewächses gegründet.

Anmerk. Die Bestimmung der Lebensdauer der Pflanzen hat wegen der Eigenthümlichkeit ihrer Organisation und wegen ihres unbegränzten Sprossungsvermögens ihre eigenthümlichen Schwierigkeiten und hat zu manchen unrichtigen Theorien Veranlassung gegeben. Jede einzelne Zelle und jedes einzelne Organ hat ein bestimmtes Lebensende, allein die zusammengesetzte Pflanze hat kein solches, da die einzelnen Triebe ihre Entwickelungsperioden ganz selbstständig durchlaufen und an der Altersschwäche der älteren Organe nur dann Theil nehmen, wenn diese nicht mehr im Stande sind, den jungen Trieben die nöthige Menge von Nahrung zuzuführen, in welchem Falle diese nicht aus Mangel an angeborner Lebensenergie zu Grunde gehen, sondern verhungern. Es kommt deßhalb ganz auf das Wachsthum einer Pflanze an, ob diese Folge eintritt oder nicht. Wenn eine Pflanze einen horizontal sich ausbreitenden, an der Peripherie wachsenden Thallus besitzt, so kann sie sich jährlich in einem größeren Kreise ausbreiten, nachdem im Centrum die älteren Theile längst vermodert sind, wie dieses alte Exemplare von Crustenflechten, die von Pilzen herrührenden Hexenringe u. s. w. zeigen. Ebenso wenn eine höher organisirte Pflanze einen kriechenden Stamm besitzt und die Fähigkeit hat, in der Nähe ihrer vegetirenden Spitze Seitenwurzeln zu treiben und auf diese Weise dem jugendlichen Endtriebe unmittelbar Nahrung zuzuführen, so ist derselbe vom Absterben des älteren Theiles des Stamms und der primären Wurzel völlig unabhängig und es ist kein innerer Grund des Todes für eine solche Pflanze vorhanden. Es ist dieselbe freilich alle Jahre eine andere und sie vegetirt an einem anderen Orte, allein zwischen ihr und ihrer Vorgängerin findet sich keine bestimmte Gränze; eine solche Pflanze verhält sich wie eine Welle, welche über einen Wasserspiegel wegläuft, sie ist in jedem Momente eine andere und doch immer dieselbe. Tausende von unscheinbaren Pflanzen, von Moosen, Gräsern, Scirpus u. s. w. vegetiren auf diese Weise auf Torfmooren und ähnlichen Localitäten vielleicht schon seit Jahrtausenden. Unter weit ungünstigeren Verhältnissen befinden sich Pflanzen mit aufrechten Stämmen. Es wurde zwar auch für diese und namentlich für die dicotylen Bäume der Satz aufgestellt (Decandolle, physiol. végét. II. 984), daß bei ihnen keine innere Ursache des Todes vorhanden sei, allein ich glaube mit Unrecht. Beispiele von sehr alten Bäumen, wie sie Decandolle zusammenstellte (z. B. Taxus von 3000, Adansonia von 5000, Taxodium von 6000 Jahren), beweisen natürlicherweise nur, daß unter günstigen Umständen bei manchen Pflanzen der Tod sehr spät eintritt, aber nicht, daß er nicht nothwendigerweise erfolgen muß. Es scheint mir ein innerer Grund vorhanden zu sein, welcher bei jedem Baume, gehöre er zu den Dicotylen, oder wie die Palmen zu den Monocotylen, mit der Zeit nothwendigerweise den Tod herbeiführt, nämlich die mit der Verlängerung des Stamms von Jahr zu Jahr zunehmende Schwierigkeit, der vegetirenden Spitze die nöthige Menge von Nahrungsstoff zuzuführen. Wenn auch die Kraft, welche den Saft in die Höhe führt, hinreicht, denselben auf 200 und mehr Fuß zu heben (manche Palmen, wie Ceroxylon Andicola, Areca oleracea, erreichen eine Höhe von 150—180', einige Coniferen, z. B. Pinus Lambertiana, Abies Douglasii von mehr als 200'), so ist doch hiermit das Maximum erreicht, der Gipfeltrieb wird von Jahr zu Jahr unvollkommener ernährt, verkümmert mehr und mehr und der Baum geht zuletzt zu Grunde.

Tausende von Erfahrungen haben bewiesen, daß die jungen Triebe alter Bäume, wenn sie als Pfropfreiser, Stecklinge u. s. w. benutzt werden, ebenso kräftige Pflanzen liefern, als Triebe junger Bäume, selbst bei Palmen (Phoenix dactylifera) hat man die Erfahrung gemacht, daß die Stammspitze, wenn sie bei alten Bäumen in der Vegetation nachzulassen beginnt, wieder zu einem kräftigen Baume heranwächst, wenn sie abgenommen und in den Boden eingesetzt wird. Keine einzige Erfahrung spricht für die von Knight ausgesprochene Ansicht, daß alle Theile eines Baumes ein gemeinschaftliches Lebensende hätten, und daß die verschiedenen Bäume, welche aus Propfreisern eines und desselben Baumes gezogen werden, ungefähr zur gleichen Zeit, wie die Mutterpflanze, zu Grunde gehen. Eine Reihe

Digitized by Google

von Culturpflanzen (ich will nur an die Weinrebe, den Hopfen, die italienische Pappel, die Trauerweide erinnern), werden durch Theilung fortgepflanzt, ohne daß eine Abnahme der Vegetationskraft irgend sichtbar wäre. Nichts war mit den Gesetzen des Pflanzenlebens in größerem Widerspruche, als die so häufig ausgesprochene Meinung, die Kartoffelkrankheit der letzten Jahre sei einer Degeneration der Kartoffelpflanze zuzuschreiben, welche in Folge der immerwährenden Fortpflanzung durch Knollen eingetreten sei.

Ueberrascht nun die Vegetationskraft der einzelnen Pflanze durch ihre Intensität, der zu Folge sie in jeder Knospe wieder mit neuer, ungeschwächter Energie auftritt, so müssen wir in dieser, einem so einfachen Organe, wie die Zelle ist, übertragenen Kraft eines der großartigsten Phänomene bewundern, wenn wir den Einfluß ins Auge fassen, welchen sie auf den Gesammthaushalt der Natur ausübt. Die Pflanze lebt beinahe nur von unorganischen Substanzen, ihre Zellen sind die chemischen Werkstätten, in welchen diese sich zu organischen Verbindungen vereinigen. Die Pflanze bereitet auf diese Weise nicht bloß die Nahrung, deren sie zu ihrer eigenen Ausbildung bedarf, sondern auch die Nahrung, auf welcher die Existenz des ganzen Thierreiches beruht. Die Pflanzen ernähren aber nicht bloß die Thiere, sondern sie erhalten auch die Luft in einem für ihre Respiration geeigneten Zustande, indem sie in Folge ihres Athmungsprocesses die Kohlensäure aus der Atmosphäre entfernen und durch Sauerstoffgas ersetzen.

In allen diesen Functionen ist die Pflanze durchaus von der Außenwelt abhängig, ihre Nahrung wird ihr ohne ihr Zuthun durch Wasser und Luft zugeführt, ihre Respiration erfolgt ohne eigene Thätigkeit besonderer Respirationsorgane in Folge einer auf physikalischen Gesetzen beruhenden Durchdringung ihrer Substanz durch die Gase, mit welchen sie in Berührung steht, nicht einmal ihre innere Saftcirculation beruht auf einer mechanischen Thätigkeit eines Circulationssystems; damit fällt jede Nothwendigkeit einer Bewegung hinweg. Zwar treffen wir da und dort, bei diesem und jenem Organe Bewegungen, dieselben sind aber, wie sie vereinzelt im Pflanzenreiche vorkommen, auch bei der einzelnen Pflanze durchaus untergeordneter Art. Auch sie sind den Zellen übertragen.

A. Die Zelle als Ernährungsorgan.

a) Aufsaugung wässeriger Flüssigkeiten.

Bei sämmtlichen Pflanzen beruht die Aufnahme flüssiger Nahrungsstoffe auf Aufsaugung durch Zellen. Da die Zellmembranen nicht mit Oeffnungen versehen sind, so können mit dem durch dieselben durchdringenden Wasser nur solche Stoffe, welche im Wasser wirklich aufgelöst sind, in die Zellen aufgenommen werden; ebenso ist bei allen höheren Pflanzen ein mechanisches Eindringen fester, wenn auch in noch so feiner Vertheilung im Wasser suspendirter Stoffe zwischen den Zellen hindurch ins Innere der Pflanzen unmöglich, indem die Zellen, welche die Oberfläche der Pflanzen bilden, genau an einander schließen, ohne Oeffnungen (mit Ausnahme der Spaltöffnungen, welche sich aber niemals an der Wurzel und an den unter Wasser wachsenden Theilen finden) zwischen sich zu lassen.

Gasförmige Flüssigkeiten, für welche die Zellwandung ebenfalls leicht durchdringbar ist, können ebenfalls von den oberflächlich gelegenen Zellen aufgenommen werden; außerdem können sie aber auch durch die Spaltöffnungen ins Innere der Pflanzen zwischen die Zellen eindringen.

Digitized by Google

Anmerk. Die Thallophyten besitzen kein eigenes Organ der Aufsaugung, sondern ihre ganze Oberfläche ist zu derselben geeignet, und wenn sie, wie viele Algen und Flechten, wurzelähnliche Verlängerungen besitzen, so dienen diese nur als Befestigungsorgane, aber nicht als specielles Aufsaugungsorgan. Bei vielen Pilzen und Flechten besteht die Substanz des Thallus aus so locker verbundenen Zellen, daß Flüssigkeiten, welche mit ihnen in Berührung kommen, zwischen den Zellen in die Substanz des Thallus eindringen, so daß hier die Einsaugung nicht auf die oberflächlichen Zellen beschränkt ist. Auch noch bei den Moosen kommt die Wurzel als einsaugendes Organ wenig in Betracht, sondern es nehmen ihre von wässerigen Flüssigkeiten sehr leicht durchdringbaren Blätter vorzugsweise das Wasser auf. Bei den höheren Pflanzen ist dagegen die Einsaugung nur der Wurzel übertragen, indem die Epidermis der Blätter und das Periderma der übrigen Theile für Wasser viel zu schwer durchdringbar sind, als daß dieses in hinreichender Menge aufgenommen werden könnte. Dieses Hinderniß findet sich selbst bei der Wurzel mit Ausnahme ihrer jüngsten gegen die Spitze hin gelegenen Theile. Stellt man daher eine Pflanze auf die Weise ins Wasser, daß ihre jüngeren Würzelchen über die Fläche desselben herausgebogen sind, so vertrocknet dieselbe, während sie sich frisch erhält, wenn nur die jüngeren Wurzeln (aber nicht die äußerste, unter dem Namen des Wurzelschwämmchens bekannte Spitze allein) ins Wasser eingetaucht sind. Für Wasserdämpfe sind aber auch die gegen das Eindringen des flüssigen Wassers geschützten Theile, namentlich die Blätter, durchdringbar, und es können sich die Pflanzen auf diese Weise aus sehr feuchter Luft Wasser aneignen, wie aus der Gewichtszunahme ganzer Pflanzen und abgeschnittener Zweige erhellt; es erklärt sich hieraus der große Nutzen des Thaues für die Vegetation trockener, heißer Gegenden.

Daß feste, im Wasser unauflösliche Substanzen, wenn sie auch noch so fein gepulvert sind, z. B. die Kohle des Schießpulvers, nicht in die Pflanzen übergehen, ist längst entschieden; zweifelhaft könnte dieses dagegen von den Piamenten von Phytolacca, von Abkochungen von Campecheholz, Infusion von Saffran u. s. w. sein, indem manche Beobachter, z. B. Decandolle, solche Farbstoffe in lebende Pflanzen übergehen sahen. Es weisen aber alle genauen Beobachtungen darauf hin, daß dieses bei unverletzten Wurzeln nicht geschieht, sondern nur eintritt, wenn die gefärbte Flüssigkeit mit Wunden der Pflanzen in Berührung kommt.

Seit der Entdeckung der Endosmose ist es ein von den meisten Pflanzenphysiologen angenommener Satz, daß die Einsaugung der Zellen einzig und allein auf den Gesetzen der Endosmose beruhe und daß hierbei keine der lebenden Zelle eigenthümliche Kraft in Wirksamkeit sei. In der That finden sich auch in der lebenden Pflanzenzelle alle Bedingungen zur Einleitung einer kräftigen Endosmose, nämlich eine für wässerige Flüssigkeiten leicht durchdringbare Membran, auf der einen Seite derselben der Zellsaft, welcher Proteinsubstanzen, Dextrin, Zucker u. s. w. in Auflösung enthält, auf der andern Seite das in der freien Natur vorkommende, eine äußerst diluirte Salzauflösung darstellende Wasser. Auf diese Weise ist es leicht erklärbar, wie Zellen, welche in Wasser gelegt werden, schnell anschwellen, in manchen Fällen, wenn sie ein concentrirtes Protoplasma enthalten und keine festen Wandungen besitzen (z. B. viele Pollenkörner) in Folge der starken Wassereinsaugung platzen und wie umgekehrt, wenn sie in concentrirte Auflösungen von Zucker, Gummi u. s. w. gelegt werden, dieselben sich entleeren und zusammensinken. Unter diesen Umständen erscheint die Annahme, daß die Einsaugung der Zelle sich nach den Gesetzen der Endosmose richten werde, vollständig gerechtfertigt, indessen läßt sich der specielle Beweis hierfür nur theilweise führen, weil auf der einen Seite die Erscheinungen der Einsaugung noch in mancher Beziehung zu wenig gekannt sind, auf der andern Seite die Lehre von der Endosmose noch nicht so weit ausgebildet ist, um in allen Fällen den Antheil derselben an einer bestimmten Erscheinung ermitteln zu können.

Nach den Versuchen von Th. de Saussure (Recherches chim. sur

Digitized by Google

la végétat. 247.) verhalten sich gesunde und kranke Wurzeln in Hinsicht auf die Einsaugung sehr verschieden, indem die letzteren die in Wasser aufgelösten Substanzen in weit größerer Menge, als gesunde Wurzeln aufnehmen; denselben Erfolg, wie Krankheit der Wurzeln, hat die Einwirkung einer giftigen Substanz (des schwefelsauren Kupfers), indem diese nicht nur in verhältnißmäßig sehr großer Menge aufgenommen wird, sondern auch veranlaßt, daß andere Substanzen, welche mit ihr den Wurzeln zur Einsaugung dargeboten werden, in stärkerem Verhältniß, als es von gesunden Wurzeln geschehen wäre, aufgesaugt werden. Schon dieses Verhältniß muß uns gegen die Ansicht von manchen Physiologen, z. B. von Treviranus, daß die Auffaugung eine Aeußerung der Lebenskraft sei, großes Bedenken erregen, indem sie den Widerspruch in sich schließt, daß Schwächung und Vernichtung des Lebens mit Steigerung einer von ihm abhängenden Thätigkeit verbunden ist, während es gar nichts Auffallendes hat, wenn in einer kranken oder todten Zelle Veränderungen eintreten, welche eine Aenderung einer physikalischen Eigenschaft ihrer Membran und der mit derselben in Verbindung stehenden Erscheinungen zur Folge haben. Sind die Wurzeln gesund, so nehmen sie aus Auflösungen von gleicher Concentration (Sauſſure experimentirte mit Auflösungen, welche in 40 Cubikzoll Wasser 12 Gran der fremden Substanz enthielten) verschiedene Substanzen in sehr verschiedener Menge auf und scheiden die Flüssigkeit in eine diluirtere Auflösung, welche sie aufsaugen, und eine concentrirtere, welche zurückbleibt.

Anmerk. Die Unterschiede, welche in der Aufsaugung verschiedener Substanzen stattfinden, sind sehr bedeutend. Sauſſure ließ jedesmal die Hälfte der Auflösung einsaugen, es sollten also von der aufgelösten Substanz 50 Theile eingesaugt worden sein, statt deren wurden von Polygonum Persicaria aufgesogen von

salzsaurem Kali 14,7 Theile,
Kochsalz 13,
salpetersaurem Kalk 4,
schwefelsaurem Kalk 14,4,
salzsaurem Ammoniak 12,
essigsaurem Kalk 8,
schwefelsaurem Kupfer 47,
Gummi 9,
Zucker 29,
Dammerdeertract 5.

Schon Sauſſure suchte diese Verschiedenheiten in der Aufnahme aus physikalischen Verschiedenheiten der Auflösungen zu erklären, nämlich durch die Annahme, es hänge die Menge der aufgenommenen Substanz von dem geringeren oder größeren Grade der Dickflüssigkeit ab, welche sie bei ihrer Auflösung dem Wasser ertheile. Er betrachtete nämlich die Zellmembran als ein sehr feines Filtrum, durch welches nicht nur eine dickflüssigere Auflösung langsamer durchdringe, sondern welches auch im Stande sei, die Auflösung in eine concentrirtere und eine diluirtere zu scheiden. Diese Erklärung ist wohl nicht ausreichend, denn wir haben keinen Beweis dafür, daß auch das feinste Filtrum eine solche Scheidung einer Flüssigkeit bewirken kann, und zweitens fand Trinchinetti, daß die Menge der von den Wurzeln aufgenommenen Substanzen nicht der Zähflüssigkeit ihrer Auflösungen parallel ging. Dagegen findet sich im Resultate dieser Versuche kein Umstand, welcher den Gesetzen der Endosmose widersprechen würde, namentlich steht mit denselben die Scheidung in eine dünnere und eine dichtere Flüssigkeit in Uebereinstimmung, indem manche Beobachtungen (von Jerichau, Brücke) gezeigt haben, daß bei der Endosmose die Flüssigkeit nicht nothwendigerweise in toto die Scheidewand durchdringt, sondern daß in manchen Fällen eine diluirtere Flüssigkeit oder auch bloßes Wasser durchgeht. Wir sind bis jetzt allerdings nicht im Stande, anzugeben, warum das eine Salz in dieser, das andere in jener Quantität übergegangen ist; um dieses thun zu können, wäre es nöthig, den Inhalt der Pflanzenzellen und das Verhältniß, in welchem er zur Zellmembran und zu den verschie-

Digitized by Google

denen Auflösungen steht, zu kennen; ein Widerspruch zwischen den angeführten Erscheinungen und zwischen der Endosmose existirt aber jedenfalls nicht. Eher könnte man aus dem abweichenden Verhalten der kranken und der gesunden Wurzeln den Schluß ableiten, daß die Aufsaugung kein rein physikalischer Vorgang sei, sondern daß die Kräfte der lebenden Pflanze bei derselben in Rechnung kommen; allein abgesehen von dem schon bemerkten Widerspruche, daß ein Act des Lebens in der todten Zelle erhöht sein soll, treten mit dem Krankwerden und Absterben einer Zelle zwei Veränderungen in derselben ein, welche nicht ohne Einfluß auf die Endosmose bleiben können. Einmal zeigt die lebende Zelle eine gewisse Spannung, welche bei der todten Zelle verloren geht, anderntheils löst sich sehr leicht von der inneren Zellwandung in kranken und todten Zellen der Primordialschlauch ab; durch diese beiden Umstände wird die Zellwandung in einen vom normalen wesentlich abweichenden Zustand gebracht und wir können es wohl begreiflich finden, daß die endosmotische Kraft der Zellwandung eine wesentlich andere wird und daß die todte Zellmembran leichter und schneller als die Wandung der lebenden Zelle von fremden Substanzen durchdrungen wird. Diese leichtere Durchdringung einer kranken oder abgestorbenen Zelle hat man bei mikroskopischen Beobachtungen, wenn Jodtinctur angewendet wird, häufig zu beobachten Gelegenheit, indem von mehreren neben einander liegenden Zellen, z. B. bei Conferven, von welchen die eine gesund, die andere krank ist, die letztere von der Jodtinctur um sehr vieles schneller durchdrungen wird.

Eine wichtige Frage bei der Einsaugung ist die: Werden die verschiedenen Stoffe von verschiedenen Pflanzen in gleicher relativer Menge eingesaugt, oder nimmt die eine Pflanze die eine, die andere eine zweite Substanz in größerer Menge auf? Saussure, welcher das letztere Verhältniß nicht für unwahrscheinlich hielt, konnte jedoch in seinen Versuchen keine Bestätigung für dasselbe finden, indem die Abweichungen, welche er bei der Aufsaugung verschiedener Substanzen durch verschiedene Pflanzen fand, nicht bedeutender waren, als die Verschiedenheiten, welche bei verschiedenen Versuchen mit einer Pflanzenart vorkommen. Ueber diese Frage wurden von Trinchinetti (Sulla facoltà assorbente delle radici) Versuche in der Art angestellt, daß er verschiedene Pflanzenarten in Mischungen von zwei einander nicht zersetzenden Salzen stellte, wobei sich zeigte, daß allerdings die eine Pflanze vorzugsweise das eine, eine andere Pflanze das andere Salz aufnahm. So nahmen aus Mischungen von Salpeter und Kochsalz Mercurialis annua und Chenopodium viride viel Salpeter und wenig Kochsalz, umgekehrt dagegen Satureja hortensis und Solanum Lycopersicum viel Kochsalz und wenig Salpeter auf; aus einer Mischung von Salmiak und Kochsalz nahm Mercurialis viel Salmiak, Vicia Faba dagegen viel Kochsalz auf.

Wenn nun, wie es allen Anschein hat, das von Trinchinetti erhaltene Resultat richtig ist, so kann man keineswegs den Schluß aus demselben ableiten, daß der Pflanze das Vermögen zukomme, die ihr zuträglichen Substanzen aufzusaugen und die ihr schädlichen auszuschließen, denn die Erfahrung hat hinreichend gezeigt, daß sie dieses letztere Vermögen nicht besitzt, daß sie sogar, wie die Saussure'schen Versuche mit schwefelsaurem Kupfer nachweisen, eine ihr schädliche Substanz leichter, als Substanzen, die sie zur Ernährung verwendet, aufnehmen kann, sondern wir müssen annehmen, daß in den physikalischen und chemischen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Substanzen und in ihrem Verhältniß zur Zellmembran und zum Zelleninhalt der Grund der angeführten Verschiedenheiten zu suchen ist.

Anmerk. Es ist eine bekannte Thatsache, daß verschiedene Pflanzenarten, welche neben einander auf demselben Boden wachsen, deren Wurzeln also die gleichen Nahrungsmittel zugeführt werden, bei der Analyse ihrer Asche eine sehr abweichende Zusammensetzung ihrer feuerfesten, aus dem Boden aufgenommenen Bestandtheile zeigen. Dieses Verhältniß kann auf eine doppelte Weise erklärt wer-

Digitized by Google

den; entweder durch die Annahme, daß verschiedene Pflanzenarten verschiedene Bestandtheile aus derselben Auflösung in ungleichförmiger Menge aufnehmen, wofür die angeführten Versuche von Trinchinetti einen positiven Beweis liefern, oder durch die von Liebig vertheidigte Annahme, daß verschiedene Pflanzen wie ein Schwamm alles, was im Wasser aufgelöst ist, gleichförmig aufnehmen, dagegen die für sie überflüssigen oder schädlichen Stoffe wieder ausscheiden. Das erste muß beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse für das weit wahrscheinlichere gehalten werden, indem die zweite Annahme, welche sich auf später anzuführende Versuche von Macaire-Prinsep stützt, daß nämlich durch die Wurzeln die der Pflanze nicht taugl chen Stoffe wieder ausgeschieden werden, durch spätere Untersuchungen nicht bestätigt wurde. Zu läugnen ist allerdings nicht, daß die Pflanzen in dem Abfallen der Blätter das Mittel besitzen, einen Theil der von ihren Wurzeln aufgenommenen Stoffe wieder zu entfernen, allein dieses Mittel könnte nur bei ausdauernden Pflanzen, aber nicht bei einjährigen, von Wirksamkeit sein.

Da den Wurzeln unzweifelhaft das Vermögen zukommt, eine Salzauflösung in eine diluirtere und eine concentrirtere zu scheiden, die dünnere aufzusaugen, und da nach den Versuchen von Trinchinetti einzelne Pflanzen bestimmte Salze nur in sehr geringer Menge einsaugen, so entsteht die Frage, ob in einzelnen Fällen die Pflanzen im Stande sind, aus einer Auflösung nur das Wasser mit gänzlichem Ausschluß des aufgelösten Stoffes aufzunehmen. Bestimmte Erfahrungen hierüber hat man nicht, doch ist die Sache nicht unwahrscheinlich. Ich möchte hier anführen, daß schon in Arsenikauflösung Bildung von Schimmel beobachtet wurde; nun ist aber der Arsenik ein dem Leben aller Pflanzen so feindseliger Stoff, daß kaum anzunehmen ist, es werde eine Pflanze geben, welche, wenn sie Arsenik in ihren Säften enthält, sich am Leben zu erhalten vermag. Auch wurde von Vogel, (Erdm. und March. Journ. Bd. 25. 209) beobachtet, daß Cereus variabilis, nachdem er 10 Wochen lang mit einer Auflösung von schwefelsaurem Kupfer begossen wurde, kein Kupfer aufgenommen hatte, daß das Kupfer eben so wenig in die Blätter von Stratiotes aloides überging, und daß Chara vulgaris drei Wochen lang in einer Auflösung von schwefelsaurem Kupfer vegetirte, ohne dieses Metall aufzunehmen.

Wenn die im Bisherigen angeführten Erfahrungen zwar nicht bis ins einzelne Detail durch die Gesetze der Endosmose zu erklären sind, so spricht doch eine große Wahrscheinlichkeit dafür, daß dieses mit der Zeit möglich sein wird. Wir dürfen aber bei Betrachtung der Auffaugung nicht vergessen, daß wir es bei der Mehrzahl der Pflanzen mit einem Apparate zu thun haben, bei welchem die Gesetze der Endosmose nicht rein hervortreten können. Es können sich die letzteren nur dann ungestört zeigen, wenn auf die beiden durch eine Scheidewand getrennten Flüssigkeiten keine weitere Kraft einwirkt. Unter diesen Verhältnissen befinden sich aber nur die verhältnißmäßig wenig zahlreichen, vollständig unter Wasser wachsenden Pflanzen, wogegen die physischen Verhältnisse, unter welchen sich die große Mehrzahl der Pflanzen befindet, in den auf der Endosmose beruhenden Erscheinungen derselben bedeutende Modificationen hervorrufen müssen. Indem nämlich die Blätter bei einer großen Oberfläche eine verhältnißmäßig geringe Masse besitzen und auf der untern Seite mit vielen Spaltöffnungen versehen sind, so sind dieselben zur Verdünstung von einer großen Menge von Wasser geeignet. Eine solche tritt auch, wenn nicht die äußern Umstände die Dampfbildung unterdrücken, in einem überraschend hohen Grade ein; so betrug z. B. in den Versuchen von Hales bei einer $3\frac{1}{2}$ Fuß hohen Sonnenblume der auf diesem Wege erfolgende Wasserverlust täglich im Mittel ein Pfund und vier Unzen und stieg an einem warmen und trockenen Tage auf ein Pfund und vierzehn Unzen, woraus Hales berechnete, daß bei Vergleichung der Oberflächen die Ausdünstung dieser Pflanze etwa dreimal so stark als beim Menschen, und bei Vergleichung des Volumens siebzehnmal so stark war. Ein so bedeutender Wasserverlust kann nicht ohne Rückwirkung auf die Einsaugung der Wurzelzellen

Digitized by Google

bleiben. Indem nämlich in den Zellen des Blattes die Säfte in Folge des Verlustes von Wasserdämpfen concentrirter werden, so steigt damit ihre Kraft, eine Endosmose einzuleiten, sie ersetzen das ihnen entzogene Wasser aus den Zellen des Stamms, und so setzt sich durch das ganze Gewebe der Pflanze diese Wirkung bis zur Wurzel fort, welche in demselben Maaße, als die Blätter Wasser verdunsten, dieses von außen aufzunehmen strebt. Daß die Ausdünstung des Blattes in der That die Einsaugung steigert, dafür liegt der Beweis wieder in den Versuchen von Hales, nach welchen die Menge von Wasser, welche ein Zweig einsaugt, in geradem Verhältnisse zu der Menge seiner Blätter steht, und die Menge des aufgesaugten Wassers auf die Hälfte sinkt, wenn dem Zweige die Hälfte seiner Blätter abgeschnitten werden, auch spricht hierfür die Erfahrung, daß während des Winters die Wurzel einer im Freien stehenden Pflanze, z. B. einer Weinrebe, eines Haselnußstrauches, einzusaugen beginnt, wenn ein Zweig derselben in ein Gewächshaus geleitet und durch die Einwirkung von Wärme zur Entwickelung seiner Blätter veranlaßt wird. Den Einfluß, welchen auch in künstlich zusammengesetzten Apparaten die an einer Stelle stattfindende Verdunstung äußert, und welcher, wenn er durch den Druck der Atmosphäre unterstützt wird, veranlassen kann, daß Flüssigkeiten dem Gesetze der Endosmose entgegen durch Membranen fließen, hat Liebig (Unters. üb. einige Ursachen d. Saftbewegung im thier. Organism. 68.) gezeigt. Bei den Pflanzen reicht dieser Einfluß nicht bloß hin, die Einsaugung zu steigern und unter Umständen einzuleiten, unter welchen sie sonst nicht stattgefunden hätte, sondern er ist auch bei Pflanzen, welche man vergiftet, mächtig genug, die vergiftende Flüssigkeit durch den bereits abgestorbenen unteren Theil der Pflanze in großer Menge in die Höhe zu führen.

Anmerk. Ich beziehe mich hier auf Versuche, welche ich sowohl bei Tannen als bei Laubhölzern in Beziehung auf die Einsaugung von holzsaurem Eisen angestellt habe, dessen Verbreitung in der Pflanze sich an der dunklen Färbung leicht erkennen läßt. Abgesägte junge Bäume, welche mit der Schnittfläche in die Flüssigkeit gestellt werden, füllten sich, wenn sie weiches Holz hatten, wie die Birken, in allen ihren Theilen von unten nach oben mit derselben und fuhren auf diese Weise fort, durch den unteren Theil des Stamms die Flüssigkeit in die Höhe zu führen, nachdem bereits alle ihre Zellen mit derselben getränkt und ihre Zellmembranen in ihrer ganzen Dicke von ihr infiltrirt waren, unter welchen Umständen an einen Ueberrest von Leben in denselben gewiß nicht mehr gedacht werden konnte.

b) Verbreitung des Safts in der Pflanze.

Die Art und Weise, wie sich die von den oberflächlich gelegenen Zellen der Wurzelrinde aufgenommenen Flüssigkeiten in der Pflanze verbreiten, ist ein Gegenstand, welcher weit mehr im Unklaren liegt, als die Einsaugung der mit der wässerigen Nahrung in Berührung stehenden Zellen. Bei den niedern Pflanzen, welche aus einzelnen Zellen bestehen, wie Protococcus, fällt eine Saftbewegung von selbst hinweg, allein auch bei solchen, welche aus einfachen Zellenreihen bestehen, wie die Conferven, scheint jede Zelle die Nahrung, welche sie aufnimmt, selbstständig zu verarbeiten. Bei den Flechten weist bereits der verschiedene Bau und namentlich die grüne Farbe der Rindenschichte darauf hin, daß hier, wo zwar noch keine verschiedene Organe bestehen, doch schon die verschiedenen Schichten des Thallus eine abweichende physiologische Function versehen; eine solche ist ohne einen Austausch der Säfte der verschiedenen Schichten, ohne eine

Digitized by Google

Saftbewegung kaum denkbar; wir sind jedoch mit allem, was sich hierauf bezieht, völlig unbekannt. Anders verhält es sich bei den Phanerogamen, bei welchen die verschiedenen mit dem Ernährungsprocesse verbundenen Vorgänge verschiedenen Organen übertragen sind; hier kennen wir wenigstens bei den Dicotylen den Weg, welchen der Saft beschreibt, etwas genauer.

Wenige einfache Experimente lassen über denselben keinen Zweifel übrig. Die wässerigen Flüssigkeiten werden, wie wir gesehen haben, von den oberflächlich gelegenen Zellen der Wurzelrinde aufgenommen, sie fließen dagegen nicht in der Rinde weiter, sondern treten schon in den kleinen Wurzeln in das Holz über und steigen in diesem durch den Stamm und die Aeste in die Höhe. Der Beweis hierfür liegt in zwei Thatsachen: Schneidet man die Rinde einer Pflanze, am besten eines Baumes, ringförmig bis auf das Holz durch, so leidet die Zuführung der Säfte zu den über der Wunde gelegenen Theilen der Pflanze keine Unterbrechung, schneidet man dagegen mit möglichster Schonung der Rinde das Holz quer durch, so vertrocknet der oberhalb der Wunde gelegene Theil der Pflanze sogleich. Aus dem Holze des Stammes und der Zweige tritt der Saft in die Blätter und in diesen in das parenchymatose Gewebe derselben über, wie schon die starke Aushauchung von Wasserdämpfen aus denselben beweist. Ehe der Saft in die Blätter gelangte, fehlt ihm die Fähigkeit, zur Ernährung verwendet zu werden; daher steht das Wachsthum einer Pflanze still, wenn man sie ihrer Blätter beraubt. Den von der Wurzel zu den Blättern in die Höhe steigenden Saft nennt man deßhalb den rohen Nahrungssaft. In den Blättern erleidet derselbe eine chemische Umwandlung, welche ihn fähig macht, zur Ernährung der Pflanze verwendet zu werden. Zu diesem Ende fließt der Saft von den Blättern zu den untern Theilen der Pflanze durch die Rinde zurück, wie folgende Umstände beweisen. Schneidet man am Stamme die Rinde ringsum durch, so steht das Wachsthum des unterhalb der Wunde gelegenen Theiles der Pflanze sogleich still, der Stamm verdickt sich nicht mehr, bei Kartoffelpflanzen setzen sich keine Knollen an u. s. w.; dagegen wird das Wachsthum oberhalb der Wunde über das gewöhnliche Maaß gesteigert, es setzen sich sehr dicke Holzlagen ab, es bilden sich mehr Früchte aus, dieselben reifen früher u. s. w. Daß derjenige Theil des Nahrungssaftes, welcher auf dem Wege zur Wurzel nicht zur Ernährung verwendet wird, durch die horizontal verlaufenden Markstrahlen zum Holze zurückkehrt, dafür spricht die Ablagerung von Amylum, welche in den Zellen der Markstrahlen im Herbste stattfindet. Es beschreibt auf diese Weise der Nahrungssaft eine Art von Kreislauf, zwar nicht in bestimmten Gefäßen, wohl aber auf einem bestimmten, durch die verschiedenen Theile der Pflanze gebildeten Wege.

Anmerk. Es ist schwer begreiflich, wie das Resultat dieser Versuche (wegen deren Einzelnheiten vorzugsweise auf Duhamel's Physique des arbres und Cotta's Naturbeobachtungen üb. d. Bewegung des Saftes zu verweisen ist), in der neueren Zeit in Zweifel gezogen und die Existenz des in der Rinde abwärts steigenden Nahrungssaftes geläugnet werden konnte. Besseres wurde jedenfalls nicht an die Stelle des Verworfenen gesetzt, wenn das gesteigerte Wachsthum oberhalb der ringförmigen Wunde durch künstliche Unterbrechung des von unten nach oben gehenden Stromes von rohem Safte erklärt wurde, in deren Folge die im oberen Theile der Pflanze enthaltenen Säfte bald auffallend mehr concentrirt und bildungsfähig werden sollen (Schleiden, Grundz. 2. Ausg. II. 513). Wenn es gelingt, ein Thier durch Entziehung eines Theiles seiner gewöhnlichen Nahrung zu mästen, dann mag diese Erklärung als gültig anerkannt werden.

Auch Mulder (physiol. Chemie. 790) läugnet, daß es einen abwärts steigenden Nahrungssaft gebe, ob er gleich nicht in Abrede stellt, daß die Nahrungsstoffe,

Digitized by Google

welche in den Blättern gebildet werden, abwärts steigen. Er nimmt nämlich an, daß nach den Gesetzen der Endosmose in dem aufsteigenden Nahrungssafte die Stoffe, welche der Saft mit sich aufwärts führt, mit denjenigen Stoffen, welche in den Blättern bereitet werden, wechseln. Wenn dieses der Fall wäre, so müßten die letzteren Nahrungsstoffe auf demselben Wege und durch dieselben Zellen, durch welche der Saft aufwärts steigt, d. h. durch das Holz, abwärts steigen, das thun sie aber, wie die angeführten Versuche nachweisen, gerade nicht, sondern sie bleiben im oberen Theile der Pflanze, wenn ihnen auch dieser Weg offen steht.

Die verschiedenen Schichten des Holzes führen den Saft nicht in gleichmäßiger Menge, sondern es sind vorzugsweise die äußersten, jüngsten Schichten, und bei Stämmen, welche erst ein paar Jahre alt sind, auch die Markscheide, welche der Saftführung vorstehen. Je älter ein Baum wird und je härteres Holz derselbe besitzt, desto weniger nehmen seine älteren Holzschichten an der Saftführung Antheil; deßhalb vertrocknen Bäume mit hartem Holze, z. B. Eichen, rasch, wenn an ihrem Stamme die Splintschichten ringsum eingeschnitten werden, während bei Bäumen mit weichem Holze, wie Birken, auch bei dicken Stämmen die mittleren Holzschichten noch Saft führen können.

Fragt man, in welchem Elementarorgane der Saft aufsteigt und durch welche Kraft er in die Höhe geboben werde, so kommen wir auf ein Gebiet, auf welchem noch Alles dunkel ist, auf dem aber desto mehr Hypothesen aufgestellt wurden.

Es stehen sich hierüber zunächst zwei Ansichten schroff gegenüber; nach der einen ist die Saftführung den Gefäßen übertragen, nach der andern führen diese Luft und der Saft fließt durch das Zellgewebe. Wenn die Anhänger der ersteren Ansicht (zu welchen z. B. Malpighi, Duhamel, Treviranus, Link gehören) sich früher hauptsächlich auf den Umstand beriefen, daß bei abgeschnittenen Pflanzen, welche in gefärbte Flüssigkeiten gestellt werden, diese Flüssigkeiten sich durch alle Verzweigungen des Gefäßsystems verbreiten, so wird wohl eine solche Schlußfolgerung, welche sich hinsichtlich der in der gesunden Pflanze stattfindenden Vorgänge auf Pflanzen stützt, die in so unnatürlichen Verhältnissen sich befinden, von Niemand mehr als gültig anerkannt. Ebenso kann man auf die Erscheinung, daß im Frühjahr aus Holzwunden unserer Bäume (Birken, Ahorn, Weinrebe u. s. w.) der Saft aus den durchschnittenen Gefäßen ausfließt, kein großes Gewicht legen, indem sich diese Pflanzen vor der Entfaltung ihrer Blätter in einem von der späteren Vegetationszeit so abweichenden Zustande befinden, daß ein Schluß von einer auf die andere Periode für unzulässig erkannt werden muß. Von großer Bedeutung für die Lehre von der Saftführung sind dagegen die Versuche von Link (Ann. de sc. natur. XXIII. 144. Vorles. üb. Kräuterkunde. I. 116.), nach welchen bei Pflanzen, welche einige Tage lang mit einer Auflösung von Cyaneisenkalium und nachher mit einer Auflösung von schwefelsaurem Eisenoxyd begossen wurden, sich in den Gefäßen und nicht in den Holzzellen Berlinerblau niederschlug. Wenn dieses Resultat constant erhalten würde, so müßte man diesen Versuch als einen endgültigen Beweis für die Saftführung der Gefäße anerkennen, allein ungeachtet diese Versuche durch Rominger (Bot. Zeit. 1843. 177) bestätigt und auch von mir wiederholt mit demselben Resultat angestellt wurden, so lieferten sie auch in vielen andern Fällen (Hoffmann, üb. d. Organe d. Saftbewegung, Bot. Zeit. 1850) gerade das entgegengesetzte Resultat, ohne daß es bis jetzt möglich wäre, den Grund der Verschiedenheit, welcher möglicherweise beim Eindringen

Digitized by Google

der Salzauflösungen in die Gefäße in zufälligen Verletzungen der Pflanzen gelegen sein könnte, mit Sicherheit zu bestimmen.

Die Vertheidiger der Ansicht, daß die Gefäße Luft führen, als deren Hauptvertheidiger in der neuern Zeit Schleiden (Grundz. 2te Ausg. II. 505) zu nennen ist, stützen sich einfach auf die mikroskopische Untersuchung, indem man bei dieser immer Luft in den Gefäßen finde. Diese Angabe ist, specielle Ausnahmen abgerechnet, unstreitig richtig.

Was zunächst diese Ausnahmen betrifft, so gehören hierher unsere Holzpflanzen in der Zeit, welche im Frühjahre der Entfaltung des Blattes vorangeht. Während des Winters ist ein Theil von den Zellen des Holzes mit Saft, das Gefäßsystem dagegen mit Luft gefüllt. Bei der steigenden Temperatur des Frühjahres füllen sich die Zellen allmälig mehr und mehr mit Saft und später tritt dieser auch in die Gefäße; nun fließt bei Verwundungen des Holzes der Saft in Menge aus, was nicht der Fall ist, so lange derselbe sich bloß in den Zellen befindet; später, wenn nach der Entfaltung der Blätter die Ausdünstung der Pflanze sehr gesteigert wird, entleert sich das Holz wieder theilweise vom Safte und namentlich tritt in die Gefäße wieder Luft ein. Dieser Zustand einer besondern Saftfülle, bei welcher die Gefäße Saft führen, scheint bei einigen Schlingpflanzen der Tropenländer beständig vorhanden zu sein, namentlich bei Phytocrene und einigen Arten von Cissus (vgl. Gaudichaud, observat. s. l'ascension de la sève dans une Liane; Ann. d. sc. nat. 2e ser. VI. 138. Poiteau, s. l. Liane d. voyageurs; Ann. d. sc. nat. VII. 233). Der Saft ist in den Gefäßen einem mehr oder weniger bedeutenden Drucke ausgesetzt, so daß er meistens aus einer Wunde mit Gewalt ausströmt; die Kraft, mit welcher dieses geschieht, wurde zuerst von Hales bei der Weinrebe in seinen berühmten Versuchen, die durch die späteren Versuche, namentlich durch die von Brücke (Poggend. Ann. 1844. Nr. 10) volle Bestätigung fanden, bestimmt. Hales fand, daß der Druck des ausströmenden Saftes unter günstigen Umständen einer Quecksilbersäule von 26″ Höhe das Gleichgewicht hielt. Bei den von Gaudichaud an Cissus hydrophora und von Poiteau an einer unbestimmten Cissus angestellten Beobachtungen floß dagegen der Saft weder aus dem obern noch untern Stücke des abgeschnittenen Stammes, sondern nur aus Stammstücken, welche an beiden Enden von der Mutterpflanze abgetrennt waren, aus, so daß offenbar die Gefäße nicht mit Saft überfüllt waren und dieser durch den Druck der Luft in der abgeschnittenen Pflanze zurückgehalten wurde.

Fassen wir ins Auge, daß die Gefäße, die angeführten Ausnahmsfälle abgerechnet, Luft führen, daß bei den Weinreben und andern Holzgewächsen, ehe das Bluten beginnt, die Zellen mit Saft gefüllt sind und erst später die Gefäße Saft aufnehmen, daß nach der Entfaltung der Blätter und mit der damit eintretenden starken Verdunstung die Gefäße wieder von Saft entleert werden, so können wir nicht zweifeln, daß das Zellgewebe des Holzes das primär und vorzugsweise der Saftführung vorstehende System ist und daß die Gefäße nur unter besonderen Umständen, bei der Ueberfüllung der Pflanze mit Saft, vorübergehend, bei einigen sehr saftreichen Pflanzen vielleicht auch während der ganzen Vegetationszeit, an der Saftführung Theil nehmen.

Bei der Saftführung spielen nicht alle Theile der Pflanze eine gleich thätige Rolle, sondern es sprechen viele Erfahrungen dafür, daß wenigstens beim Aufsteigen des Saftes die an den beiden Enden der Pflanze gelege-

Digitized by Google

nen Organe vorzugsweise thätig sind, indem auf der einen Seite die Wurzelzasern den Saft nach oben treiben, auf der andern Seite die Blätter denselben anziehen.

Daß im Frühjahre, ehe die Blätter entfaltet sind, das Aufsteigen des Safts hauptsächlich dadurch veranlaßt wird, daß die Wurzeln den Saft in die Höhe treiben, läßt sich theils daraus schließen, daß die Gewalt, mit welcher bei einer Weinrebe der Saft aus einer Wunde des Stammes ausströmt, von der Temperatur, in welcher sich die Wurzeln befinden, abhängig ist (Dassen, in Froriep's Neuen Notizen, B. 39. S. 129), theils daraus, daß bei einer blutenden Weinrebe nicht bloß aus dem abgeschnittenen Stamme der Saft ausfließt, sondern dieselbe Erscheinung sich auch an den Wurzeln, bis zu den dünnen Verzweigungen derselben hinab, zeigt. Daß aber auch bei der beblätterten Pflanze, bei welcher als zweite Ursache der Saftbewegung die Anziehung des Saftes durch die Blätter in Thätigkeit ist, in vielen Fällen der von den Wurzeln auf die Saftmasse ausgeübte Impuls nothwendig ist, wenn den Blättern eine hinreichende Menge von Saft zugeführt werden soll, geht aus den Versuchen von Dassen hervor, nach welchen bei Nymphaea und andern Pflanzen die Blätter vertrocknen, wenn sie selbst oder der Stamm, dem sie angehören, mit ihren Schnittflächen in Wasser gestellt werden, sich dagegen unter den gleichen äußeren Umständen frisch erhalten, wenn die Wurzelzasern unverletzt sind. Daß jedoch die Blätter, unabhängig von dem Einflusse der Wurzel, selbst wenn man nur eine verhältnißmäßig kleine Anzahl derselben am obern Ende der Pflanze stehen läßt, im Stande sind, Flüssigkeiten auf eine sehr bedeutende Höhe im Stamme zu heben, geht aus den von Boucherie (Compt. rend. 1840. II. 894) mit Bäumen angestellten Versuchen hervor, bei welchen dem abgesägten Stamme am unteren Ende eine Auflösung von holzsaurem Eisen zugeführt wurde.

Die Beobachtung an thränenden Holzpflanzen, namentlich an der Weinrebe, beweisen, daß die Thätigkeit der Wurzeln im Stande ist, zu bewirken, daß der Saft nicht bloß in den Zellen des Stammes in die Höhe steigt, sondern daß er auch in die Gefäße eintritt. Auf gleiche Weise veranlaßt die Thätigkeit der Blätter, daß Flüssigkeiten, in welche die offenen Mündungen eines abgeschnittenen Stammes eintauchen, in den Gefäßen derselben in die Höhe steigen.

Auf den ersten Anblick scheint es sehr leicht zu sein, eine Erklärung von dem Aufsteigen des Saftes sowohl vor dem Ausschlagen der Knospen, bei dem Wiederbeginnen der Vegetation, als während der Periode, in welcher die Pflanzen mit Blättern versehen sind, zu geben. Während der Ruhezeit der Vegetation ist in den Zellen der ausdauernden Gewächse eine große Menge von organischen Verbindungen unter der Form von Proteinsubstanzen, Zucker, Gummi und namentlich von Amylum niedergelegt, welches letztere sich beim Wiederbeginnen der Vegetation in Zucker verwandelt. In Folge hiervon ist der Zellsaft geeignet, eine kräftige Endosmose einzuleiten, und nichts scheint natürlicher zu sein, als daß die Wurzelzellen das außer ihnen befindliche Wasser einsaugen, und daß ihr durch dieses verdünnter Saft von den höher gelegenen Zellen aufgenommen und schrittweise von Zelle zu Zelle in die Höhe gehoben wird, weßhalb auch in der neueren Zeit die Ansicht, daß die Endosmose die einzige und ausreichende Ursache der Saftbewegung ist, viele Anhänger zählt. Bei näherer Betrachtung zeigt sich jedoch die Sache weniger einfach, als sie auf den ersten

Digitized by Google

Blick zu sein scheint. Die organischen Verbindungen, namentlich das Amylum, sind größtentheils nicht in den langgestreckten Zellen des Holzes, in welchen der Saft in die Höhe steigt, sondern vorzugsweise in den Zellen der Markstrahlen und in denen der Wurzelrinde enthalten, wie auch bei solchen Monocotylen, z. B. den Palmen, welche vor der Blüthezeit Zucker, Gummi, Amylum u. s. w. aufspeichern, diese Stoffe in den Parenchymzellen des Stammes abgelagert sind. Die Substanzen, welche die Endosmose einleiten, befinden sich also in den Zellen, welche der Saftführung nicht vorstehen, während in den langgestreckten Zellen des Holzes Substanzen, welche eine Endosmose einleiten könnten, nur in untergeordneter Menge vorhanden sind und in den Gefäßen gänzlich fehlen. Wie gelangt nun der Saft in die Holzzellen und die Gefäße und wie wird ihm seine Bewegung ertheilt? Ich halte diese Frage für eine bis jetzt nicht gelöste.

Es hat zwar Brücke (l. c. 204) versprochen nachzuweisen, daß dieser Vorgang auf den Gesetzen der Endosmose beruhe, daß sich die Parenchymzellen vermöge der in ihnen enthaltenen löslichen und aufquellenden Substanzen zuerst stark mit Wasser anfüllen und dann, indem sie immer noch mehr Wasser anziehen, das, was sie in ihrer Höhlung nicht beherbergen können, mit einem Theile der gelösten Substanzen als Saft in die benachbarten Gefäße hineindrängen; allein Brücke hat bis jetzt diese Nachweisung noch nicht gegeben. Wenn wir aber auch annehmen wollen, daß eine solche Ausscheidung aus den die Endosmose einleitenden Zellen in den Gesetzen der Endosmose begründet ist, so bleibt es immer noch unerklärt, warum diese Entleerung der Parenchymzellen nicht auf dem nächsten Wege in die zwischen denselben verlaufende Intercellulargänge, sondern in die Holzzellen und Gefäße geschieht.

Der Einfluß, welchen die Blätter auf das Aufsteigen der Säfte ausüben, hängt mit ihrer starken Ausdünstung zusammen, es wird durch dieselbe nicht nur der in ihnen enthaltene Saft concentrirter und dadurch fähiger, durch Endosmose den in den Zellen des Stammes enthaltenen Saft an sich zu ziehen (eine Eigenschaft, welche dem in den Blättern enthaltenen Safte um so mehr zukommt, da in ihnen organische, namentlich gummiartige Verbindungen aus unorganischen Substanzen gebildet werden), sondern es bewirkt auch, wie Liebig gezeigt hat, die Ausdünstung oberflächlich gelegener Zellen an und für sich und unabhängig von der durch sie ausgeübten Endosmose ein Zuströmen des Saftes zu ihnen hin. Das Aufsteigen des Saftes durch die Zellen des Stammes zu den Blättern ist auf diese Weise wohl erklärlich; auf welche Weise bewirkt aber die Thätigkeit der Blätter, daß Flüssigkeiten, in welche die offenen Gefäßmündungen eines abgeschnittenen Stammes eingetaucht sind, in die Gefäße eingesaugt und in ihnen in die Höhe geführt werden. Daß die Endosmose hieran keinen Antheil hat, versteht sich von selbst, denn es fehlen alle Bedingungen zum Eintreten derselben. Ebensowenig genügt die von L. W. Th. Bischoff (de vera vasor. spiral. natur. et funct. 62) gegebene Erklärung. Nach seiner Ansicht wird die in den Gefäßen enthaltene Luft in den verschiedenen Theilen der Pflanze von den Säften der Zellen aufgenommen und zur chemischen Umwandlung ihres Inhaltes verbraucht, und in Folge hiervon müsse eine Flüssigkeit, welche mit den offenen Gefäßmündungen in Berührung stehe, durch den Druck der Atmosphäre in die Gefäße hineingepreßt werden. Wäre dieses richtig, so könnte ein Zweig, dessen Spitze abgeschnitten wurde und dessen Gefäße dadurch auch an ihrem oberen Ende

Digitized by Google

geöffnet sind, oder ein Baum, von welchem man viele Aeste abgehauen hat, dessen Gefäßsystem somit vielfach mit der äußeren Luft in Verbindung steht, keine Flüssigkeit in seine Gefäße aufnehmen.

Bei dem Aufsteigen des Saftes kommt aber noch eine weitere Erscheinung vor, welche sich durch die von den Zellen ausgeübte Endosmose nicht erklären läßt, nämlich das Streben der Pflanze, den Saft vorzugsweise in senkrechter Richtung in die Höhe zu führen. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß diejenige Knospe, welche am Ende eines Zweiges steht, den meisten Saft zugeführt erhält, daß sie zu einem stärkeren Triebe, als die weiter unten stehenden Knospen auswächst, daß von zwei Zweigen, von welchen der eine in die senkrechte Lage gebracht, der andere seitwärts oder abwärts gebogen wird, der erstere im Wachsthume gefördert, der andere beeinträchtigt wird. Durch diese Aenderung der Lage kann die endosmotische Kraft seiner Zellen nicht geändert werden, dennoch ändert sich die Stärke des zum Zweige gehenden Saftstromes.

Alle Erklärungen der Saftbewegung hatten nur das Aufsteigen des Saftes im Auge, finden dagegen auf das Abwärtssteigen des ausgearbeiteten Nahrungssaftes keine Anwendung. Sollte die Rinde und die Cambiumschichte den Nahrungsstoff aus den Blättern an sich ziehen, weil ihre Zellen einen concentrirteren Saft als die Blattzellen enthalten, so sieht man nicht ein, warum sie den Saft nicht direct aus der Wurzel und dem Holze, sondern erst auf dem langen Umwege durch die Blätter an sich ziehen, warum die Rinde ganz unfähig ist, Saft in die Höhe zu führen.

Fassen wir alle diese Umstände zusammen, so scheint mir aus ihnen hervorzugehen, daß die Entdeckung der Endosmose das Räthsel, welches in der Saftbewegung der Pflanzen liegt, nicht gelöst hat, daß dieselbe zwar bei der Aufnahme und bei der Weiterbewegung des Saftes aller Wahrscheinlichkeit nach eine bedeutende, vielleicht die hauptsächlichste Rolle spielt, daß wir aber noch keine bestimmten Erfahrungen besitzen, die den Antheil, welcher dieser Kraft an der Erscheinung zuzuschreiben ist, näher bestimmen lassen, und daß eine Reihe von Erscheinungen vorhanden ist, welche wenigstens bis jetzt aus der Endosmose nicht zu erklären sind.

c. Nahrungsstoffe.

Die Frage, welche Stoffe den Pflanzen als Nahrungsmittel dienen, schließt eine doppelte in sich: 1) welche Elementarstoffe werden von den Pflanzen zur Bildung ihrer Substanz verwendet; 2) welches sind die Verbindungen, in welchen jene Elementarstoffe von den Pflanzen aufgenommen werden.

Die Zahl der Elementarstoffe, welche in den Pflanzen als constante, und wie man deßhalb annehmen muß, als nothwendige Bestandtheile vorkommen, ist keine ganz unbeträchtliche, nämlich: 1) Sauerstoff, 2) Kohlenstoff, 3) Wasserstoff, 4) Stickstoff, 5) Schwefel, 6) Phosphor, 7) Chlor, 8) Jod, 9) Brom, 10) Fluor, 11) Kalium, 12) Natrium, 13) Calcium, 14) Magnesium, 15) Aluminium, 16) Silicium, 17) Eisen, 18) Mangan.

Anmerk. Diese 18 Elemente sind in keiner Pflanze sämmtlich vereinigt, indem nicht nur das eine durch ein anderes chemisch nahe verwandtes ersetzt werden kann, z. B. Natrium durch Kalium, Calcium durch Magnesium, sondern auch einzelne, wie Jod, Brom, nur in gewissen Pflanzen vorkommen, für welche sie aller-

Digitized by Google

dings nothwendige Bestandtheile zu sein scheinen. Unter diesen Umständen sind nicht alle jene 18 Elementarstoffe von gleicher Bedeutung; wir müssen offenbar auf diejenigen das höchste Gewicht legen, welche in allen Pflanzen vorkommen, indem diese als die absolut nothwendigen Bestandtheile zu betrachten sind. In dieser Beziehung stehen die vier zuerst genannten oben an, indem aus ihnen die Hauptmasse der vegetabilischen Substanz besteht, die drei ersten das Material zur Bildung der Zellmembran liefern und der Stickstoff ein Hauptbestandtheil der Proteinsubstanzen ist; Schwefel und Phosphor, obgleich nur in untergeordneter Menge in den Pflanzen enthalten, spielen doch eine höchst bedeutende Rolle, indem sie ebenfalls zur Bildung von einzelnen Proteinverbindungen nothwendige Bestandtheile zu sein scheinen. Anders verhält es sich mit den Radicalen der Alkalien und Erden, indem nicht nur in manchen Fällen der eine basische Körper durch einen anderen ersetzt werden kann, sondern in manchen Fällen vielleicht auch ein Ersatz einer feuerfesten Basis durch Ammoniak möglich ist. Das letztere scheint wenigstens bei einigen Schimmelarten, in welchen Mulder keinen feuerfesten basischen Körper fand, der Fall gewesen zu sein; es ist jedoch in jedem Falle dieses Verhältniß als eine große Ausnahme zu betrachten, indem für das Gedeihen aller übrigen Gewächse, Alkalien und Erden, und zwar bestimmte Erden, nothwendig sind. Das allgemein verbreitete Chlor ist für gewisse Pflanzen ein nothwendiger Bestandtheil, während Jod und Brom im Allgemeinen eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Sehr allgemein verbreitet, in Hinsicht auf ihre Bedeutung dagegen für das Leben der Pflanzen wenig gekannt sind Silicium, Eisen und Mangan.

Die Frage, ob die Pflanzen die Elementarstoffe, welche die Analyse in ihnen nachweist, von außen aufnehmen müssen, oder ob sie das Vermögen haben, die Elemente in einander umzuwandeln, von reinem Wasser zu leben u. s. w., ist in der neueren Zeit keiner Discussion mehr werth. Mag man es für wahrscheinlich halten oder nicht, ob die Elemente unserer heutigen Chemie wirkliche Elementarstoffe sind oder nicht, so viel ist von den Untersuchungen Saussure's an durch alle genauen Beobachtungen außer Zweifel gestellt, daß in den Pflanzen keine anderen Stoffe vorkommen, als solche, die sie von außen aufnehmen (vergleiche besonders: Wiegmann und Polstorff üb. d. anorgan. Bestandth. d. Pflanzen).

Von allen Elementarstoffen, welche in die Pflanzen übergehen, wird nur Sauerstoff in reinem Zustande aufgenommen; alle übrigen können sich die Pflanzen nur aus chemischen Verbindungen, welche sie großentheils zersetzen, aneignen. Hier entsteht zunächst die Frage, müssen die Elementarstoffe, wenn sie den Pflanzen als Nahrungsmittel dienen sollen, bereits zu organischen Verbindungen vereinigt sein, oder besitzen die Pflanzen das Vermögen, sich von unorganischen Verbindungen zu ernähren? Ueber keine andere Frage der Pflanzenphysiologie wurde ein so lebhafter Streit, als über diese geführt, namentlich seitdem Liebig (Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 6. Ausg. 1846) als Vertheidiger einer der extremen Beantwortungen derselben aufgetreten ist.

Diese Frage ist einer allgemein gültigen Antwort nicht fähig. Daß die Pflanzen, wenn auch nicht in ihrer Gesammtzahl, doch in der überwiegenden Mehrzahl das Vermögen besitzen, aus unorganischen Verbindungen organische zu bilden, und daß bei ihrer Ernährung unorganische Substanzen meistens die Hauptrolle spielen, ist über jeden Zweifel erhaben. Es erhellt dieses ebensowohl aus den in der freien Natur im Großen angestellten Beobachtungen, als aus den im Kleinen angestellten Versuchen. Es ist eine ganz allgemeine Erfahrung, welche sich auf gleiche Weise in den Urwäldern der Tropenländer, auf den Torfmooren, Wiesen und Heiden der gemäßigten Gegenden, auf dem Felsboden der Alpen wiederholt, daß, wo auf einem bestimmten Terrain die Vegetation sich selbst überlassen ist und ihre Producte dem Boden nicht entzogen werden, sich in Folge des Absterbens der Pflanzen Massen von organischer, modernder Substanz bilden, welche sich von Jahr zu Jahr anhäufen, was natürlicherweise nur der

Digitized by Google

Fall sein kann, wenn jede Generation von Pflanzen eine größere Masse von organischer Substanz producirt, als verzehrt. Auf gleiche Weise wird von einem nach richtigen Grundsätzen bewirthschafteten Landgute, ohne daß eine Zufuhr von organischen Substanzen von außen nöthig ist, und ohne daß die Ertragsfähigkeit des Bodens Noth leidet, jährlich eine gewisse Menge von organischer Substanz in Form von Getreide, Vieh u. s. w. ausgeführt, welche ihren Ursprung in der Vegetation der auf dem Gute gezogenen Culturpflanzen hat. Ebenso zeigten die Versuche von Saussure, welchen wir vor allen Andern zu Rathe zu ziehen haben, wenn es sich um eine auf die Ernährung der Pflanzen sich beziehende Frage handelt, daß Pflanzen, welche er in einem abgeschlossenen Raume in einer an Kohlensäure reichen Atmosphäre mit Wasser erzog, ihre organische Substanz vermehrten. Es berechnete derselbe auf eine Weise, welche zwar keine Genauigkeit, aber doch eine Annäherung an das wahre Verhältniß zuließ, daß eine Pflanze, welche in fruchtbarem Gartenboden steht, der Aufnahme von organischen Substanzen nicht mehr als $^1/_{20}$ ihres Gewichtes verdanken kann (Recherches. 268.). Eine Menge von Versuchen, welche von den verschiedensten Beobachtern angestellt wurden, zeigten, daß Pflanzen, welche mit Ausschluß aller organischen Substanzen in geglühtem Sande, in Metalloxyden u. s. w. gezogen werden, ein, wenn auch kümmerliches, Wachsthum zeigen, selbst in manchen Fällen Blüthen und Samen ansetzen. Daß diese Umstände die, allerdings weniger von den Pflanzenphysiologen, als von Land- und Forstwirthen vertheidigte Meinung, es leben die Pflanzen nur von den modernden Ueberresten früherer Pflanzen und Thiere, als eine gänzlich irrige erscheinen lassen, braucht nicht näher nachgewiesen zu werden.

Hiermit ist aber auf der andern Seite noch nicht bewiesen, 1) daß das Vermögen, von unorganischen Substanzen zu leben, allen Pflanzen zukommt, und 2) daß die unorganischen Substanzen die einzigen Nahrungsmittel der Pflanzen sind, daß die organischen Substanzen der Dammerde nur soweit einen Beitrag zur Ernährung der Pflanzen liefern, als sie durch ihre Zersetzung in unorganische Verbindungen zerfallen. Diese Lehre, welche, von Ingenhouß aufgestellt, in den letzten Jahren an Liebig den eifrigsten Vertheidiger fand, muß in ihrer Einseitigkeit ebensowohl verworfen werden, als die entgegengesetzte.

Erstens spricht gegen dieselbe die nicht geringe Anzahl wahrer Schmarotzerpflanzen, welche als Nahrung nur die Säfte lebender Pflanzen und zwar in sehr vielen Fällen nur die Säfte einer einzigen oder wenigstens nur die sehr nahe verwandter Pflanzen benutzen können. In ihrem Habitus, ihrer Farbe u. s. w. stimmt ein sehr großer Theil der Schmarotzer (die Loranthaceen) mit den gewöhnlichen Pflanzen völlig überein, ein anderer Theil besteht dagegen aus blattlosen, nicht grün gefärbten Gewächsen, welche sich zu ihrer Nährpflanze wie die Blüthen und Früchte der Gewächse zu ihren vegetativen Organen verhalten.

Zweitens giebt es eine sehr große Anzahl von Pflanzen, welche zum Theile in ihrem Aeußern und in ihrem Mangel an grüner Farbe Schmarotzerpflanzen gleichen, zum Theile aber das gewöhnliche Aussehen haben, und welche nur von vegetabilischen oder thierischen, in Zersetzung begriffenen Substanzen ihre Nahrung ziehen. Hierher gehören, außer der zahlreichen Classe der Pilze, viele Orchideen, Torfpflanzen u. s. w.

Drittens zeigt die Mehrzahl der übrigen Pflanzen ein äußerst küm-

Digitized by Google

merliches Wachsthum, wenn sie in einem von organischen Substanzen vollkommen freien Boden gezogen werden. In dieser Beziehung zeigen jedoch, wie die Erfahrungen der Land- und Forstwirthschaft dargethan haben, verschiedene Pflanzenarten ein außerordentlich verschiedenes Bedürfniß. Während die eine Pflanze, z. B. die Föhre, der Buchweizen, Spergula, Sarothamnus, Erica u. s. w. in einem Boden gedeihen, welcher nur Spuren von organischen Substanzen enthält, so verlangen andere, wie die Cerealien, zu ihrem kräftigen Gedeihen durchaus eine mehr oder weniger reichliche Zumischung modernder Substanzen zur Erde.

Diese Umstände weisen darauf hin, daß sich die verschiedenen Pflanzen in Hinsicht auf ihre Ernährung nicht gleich verhalten, daß bei der einen das Vermögen, von unorganischen Substanzen zu leben, vorherrscht, während die andere einer gemischten Nahrung bedarf, und die Schmarotzerpflanzen endlich nur auf die von andern Pflanzen ausgearbeiteten und noch nicht in Zersetzung übergegangenen Säfte angewiesen sind.

Anmerk. Aus solchen im Großen gemachten Erfahrungen läßt sich natürlicherweise kein genaues, wissenschaftliches Resultat ableiten, dieses kann nur aus sorgfältig im Kleinen angestellten Versuchen hervorgehen. An solchen im Kleinen angestellten Versuchen fehlt es nun zwar keineswegs, allein leider sind die meisten auf eine Weise angestellt worden, daß sie unmöglicherweise ein brauchbares Resultat liefern konnten. Es gehören hierher alle früheren Versuche in Sand, Marmorstücken u. dergl. Pflanzen mit destillirtem oder kohlensaurem Wasser zu ziehen, bei welchen die Pflanzen allerdings nicht gedeihen, aus denen man aber auch gar keinen Schluß ziehen kann, da den Pflanzen nicht nur die organischen Stoffe, sondern auch alle Erden, Salze u. s. w., deren sie bedürfen, entzogen waren. Wenn diese Versuche ein sicheres Resultat geben sollen, müssen sie auf die Weise angestellt werden, daß dieselbe Pflanzenart in einem Boden, welcher organische Substanzen enthält, und in künstlichen Erdmischungen, welche alle unorganischen Bestandtheile des fruchtbaren Bodens ohne Zumischung von organischen Bestandtheilen enthalten, gezogen wird. In dieser Beziehung stellte Wiegmann auf meine Veranlassung Versuche an (Bot. Zeit. 1843. 801), nach welchen die in humusfreier Erde gezogenen Pflanzen aufs Kümmerlichste wuchsen, und meistens schnell zu Grunde gingen. Eine größere Reihe analoger Versuche stellte Mulder (physik. Chemie. 711) an, aus welchen ebenfalls der Nutzen der in der Ackererde enthaltenen organischen Substanzen, so wie der künstlich zugesetzten Huminsäure und des ulminsauren Ammoniaks hervorgeht.

Wenn gleich diese Versuche noch weit entfernt sind, die Frage über die Nothwendigkeit von organischer Nahrung auf eine definitive Weise entschieden zu haben, so steht doch das Resultat derselben mit den im Großen gemachten Erfahrungen zu sehr in Uebereinstimmung, als daß im Allgemeinen an der Richtigkeit derselben gezweifelt werden könnte, um so mehr, da diese im kleinsten Maaßstabe angestellten Versuche eine Bestätigung durch den außerordentlich geringen Erfolg erhalten, welchen die Düngung mit dem aus unorganischen Substanzen bestehenden Liebig'schen Dünger überall hatte, wo vergleichende Versuche angestellt wurden. Anstatt den Ackerbau durch seinen Dünger zu reformiren, hat Liebig durch denselben nur die Unrichtigkeit seiner vegetabilischen Ernährungstheorie nachgewiesen.

Die humosen Substanzen in der Dammerde haben jedoch nicht nur dadurch für die Pflanzen Bedeutung, daß sie selbst für dieselben als Nahrungsmittel verwendbar sind, sondern sie üben hauptsächlich auch durch ihr Verhältniß zu den Alkalien und Erden, und namentlich zum Ammoniak einen großen Einfluß auf die Vegetation aus. Es sei mir erlaubt, einige der Hauptresultate der Mulder'schen Untersuchungen anzuführen, indem diese eine Reihe von neuen Gesichtspunkten eröffnen, welche für die Lehre von der vegetabilischen Ernährung von höchster Wichtigkeit zu werden versprechen. Nach diesen Untersuchungen gehen die im Boden in Zersetzung begriffenen Substanzen allmälig in eine Reihe von chemischen Verbindungen über, zuerst in Ulmin, dann in Ulminsäure, Humin, Huminsäure, Geinsäure, Quellsatzsäure und zuletzt in Quellsäure. Mit Ausnahme der ersten und dritten dieser Verbindungen spielen die übrigen die Rolle von Säuren und verbinden sich im Boden mit den Alkalien und Erden desselben. Eine vorzugsweise

Digitized by Google

starke Verwandtschaft besitzen diese an sich stickstofflosen Säuren zum Ammoniak, welches immer in mehr oder weniger reichlicher Menge in Verbindung mit denselben angetroffen wird. Die Verbindungen dieser Säuren mit Alkalien sind im Wasser leicht auflöslich, die mit Erden und Metalloxyden schwer auflöslich oder unauflöslich. Dagegen bilden ihre Verbindungen mit Alkalien und Ammoniak leicht Doppelsalze mit den Erden und Metalloxyden (die Quellsatzsäure ist fünfbasisch, die Quellsäure vierbasisch), die Alkalien sind daher nicht nur ein Mittel, um diese Säuren leicht auflöslich zu machen, sondern sie tragen auch dazu bei, die Erden den Pflanzen zur Aufsaugung zuzuführen.

Eine besondere Rolle spielt die Thonerde in Hinsicht auf die Quellsäure und Quellsatzsäure, indem sie mit denselben vollkommen unauflösliche Verbindungen bildet, in welchen die Säuren der Zersetzung entzogen sind und vom Wasser nicht ausgewaschen werden; dessen ungeachtet sind sie den Pflanzen nicht völlig entzogen, indem diese Verbindungen durch Ammoniak zersetzbar sind, welches somit ein Mittel ist, diese Säuren sehr allmälig bei fortschreitender Zersetzung dieser Verbindungen den Pflanzen zuzuführen.

Wenn schon das angegebene Verhältniß der humosen Säuren zum Ammoniak von höchster Bedeutung ist, indem ihre große Verwandtschaft zu demselben sie in den Stand setzt, diesen für die Vegetation so wichtigen Körper aus der Luft und aus den im Boden in Zersetzung befindlichen thierischen Substanzen anzuziehen und der Aufsaugung der Wurzeln zugänglich zu machen, so gewinnen sie noch dadurch an Wichtigkeit, daß, den Untersuchungen von Mulder zu Folge, die fortgehende Zersetzung der humosen Substanzen mit Bildung von Ammoniak verbunden ist, indem der Stickstoff der Luft sich mit einem Theile ihres Wasserstoffs verbindet, während der Sauerstoff der Luft zur höheren Oxydation ihrer übrigen Substanz verwendet wird. Der Beweis, daß den Pflanzen auf diese Weise Stickstoff zugeführt wird, liegt in einem Versuche von Mulder (phys. Chemie. 712), nach welchem junge Pflänzchen von Bohnen, welche in ammoniakfreier Atmosphäre in ammoniakfreier, aus Zucker dargestellter Ulminsäure und in Holzkohle mit ammoniakfreiem Wasser gezogen wurden, bei der Analyse einen doppelt und dreifach so großen Stickstoffgehalt, als die Samen, aus denen sie aufgewachsen waren, zeigten.

Daß die Auflösungen der humosen Verbindungen in Wasser von den Wurzeln als solche, und nicht erst ihre Zersetzungsproducte eingesaugt werden, dafür läßt sich allerdings der Beweis schwer führen, indem diese Substanzen als solche nicht mehr in der Pflanze nachgewiesen werden können, sondern, wenn sie aufgesaugt werden, sogleich eine Umwandlung erleiden. Es läßt sich jedoch die Aufnahme derselben, ungeachtet der entgegengesetzten von Hartig (Liebig's Agriculturchemie 1. Ausg. 190) und Unger (Flora 1842, 241) erhaltenen Resultate nach den Versuchen von Saussure (Lieb. Annal. XLII. 275), Johnson (Mittheil. d. öconom. Gesellsch. zu Petersburg, 2. Heft 162 ausgezogen in Wolff's chem. Forschungen 202.), Trinchinetti (sul. faccoltà assorbente delle radici. 55.), um so weniger bezweifeln, da längst nachgewiesen ist, daß den Wurzeln das Vermögen zukommt, in Wasser aufgelöste vegetabilische Substanzen, z. B. Gerbsäure, narcotische Extracte u. s. w. aufzusaugen (vergl. Mulder phys. Chemie. 703).

Fassen wir die unorganischen Verbindungen ins Auge, welche von den Pflanzen als Nahrungsmittel aufgenommen werden, und welche ihnen die vier hauptsächlichsten Elementarstoffe liefern, welche sie zur Bildung ihrer Substanz bedürfen, so sind dieselben das Wasser, die Kohlensäure und das Ammoniak.

Da die Aufnahme wässeriger Flüssigkeiten bereits besprochen wurde, so wende ich mich zur Betrachtung der Kohlensäure. Dieselbe findet sich bekanntlich in allgemeiner Verbreitung in der atmosphärischen Luft und im Wasser. Einfache Versuche beweisen, daß die Pflanzen nicht nur mittelst ihrer Wurzeln die im Wasser aufgelöste Kohlensäure mit diesem aufsaugen, sondern daß ihre grün gefärbten Organe, also vorzugsweise ihre Blätter, so lange dieselben dem Lichte ausgesetzt sind, in hohem Grade die Fähigkeit besitzen, aus ihrer Umgebung, sei sie Luft oder Wasser, Kohlensäure aufzunehmen und an ihrer Stelle Sauerstoffgas auszuscheiden.

Wir verdanken die genauere Kenntniß dieses Vorganges vorzugsweise

Digitized by Google

den bewundernswerthen Versuchen Saussure's, welche durch die späteren Versuche Grischow's, Bousingault's u. A. ihre volle Bestätigung gefunden haben. Die Erscheinungen lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen.

Setzt man grüngefärbte Pflanzen unter Wasser, welches Kohlensäure enthält, dem Einflusse des Sonnenlichtes aus, so hauchen sie Sauerstoffgas aus. In gekochtem Wasser fehlt diese Aushauchung von Sauerstoffgas.

Setzt man Pflanzen in atmosphärischer Luft, welcher Kohlensäure (bis zu $^1/_{12}$ des Volumens) zugesetzt wurde, dem Einflusse des Sonnenlichtes aus, so entfernen sie die zugesetzte Kohlensäure und hauchen dafür Sauerstoffgas aus. Diese Aufnahme von Kohlensäure erfolgt sehr schnell: Bousingault (Économie rurale I. 66) trieb durch einen Ballon, in welchen ein mit 20 Blättern versehener Zweig einer Weinrebe eingeschlossen war, während die Sonne den Apparat beschien, in der Stunde 15 Litres atmosphärische Luft, welche 0,0004 bis 0,00045 Kohlensäure enthielt, nach dem Austritte der Luft aus dem Ballon war die Kohlensäure auf 0,0001 bis 0,0002 vermindert. Nach den Berechnungen von Chevandier entziehen die Bäume eines Waldes in den fünf Sommermonaten, während deren sie beblättert sind, der über dem Walde stehenden Luftsäule $^1/_9$ ihres Gehaltes an Kohlensäure.

Schließt man einen beblätterten Zweig, dessen unteres Ende in kohlensaures Wasser taucht, in einen Glaskolben ein, so hauchen seine Blätter mehr Sauerstoffgas aus, als wenn sein unteres Ende in gewöhnliches Wasser taucht. Ein noch mit einem Baume in Verbindung stehender, in einen Glaskolben eingeschlossener beblätterter Zweig vermehrt das im Kolben enthaltene Sauerstoffgas. Es wurde also in beiden Fällen die mit dem aufsteigenden Safte den Blättern zugeführte Kohlensäure von den letzteren zurückbehalten und Sauerstoffgas für dieselbe ausgeschieden.

Das ausgehauchte Sauerstoffgas ist vor seiner Ausscheidung nicht in Gasform in der Pflanze enthalten, denn Pflanzen, welche keine Luft enthalten, wie Conferven, oder Blätter, denen durch die Luftpumpe die Luft entzogen ist, hauchen ebenfalls Sauerstoffgas aus. Stücke von zerrissenen Blättern versehen diese Function eben so gut, als ganze Blätter; Blätter dagegen, deren Organisation durch Zerquetschen zerstört ist, liefern kein Sauerstoffgas, eben so wenig die Epidermis des Blattes. Die Menge von Sauerstoffgas, welches die Blätter liefern, richtet sich nach ihrer Oberfläche und nicht nach ihrer Masse.

Bei Beleuchtung mittelst der verschiedenen Strahlen des Sonnenspectrums erfolgt die Sauerstoffausscheidung in sehr abweichender Menge. Nach den Untersuchungen von Draper (a treatise on the forces which produce the organisation of plants. Appendix. 177) entwickeln sich folgende Gasmengen: im roth 0,0; roth und orange 24,75; gelb und grün 43,75; grün und blau 4,10; blau 1,0; indigo 0,0. Das Licht wirkt hierbei nur nach der Intensität seiner Erleuchtung; die chemischen und erwärmenden Strahlen des Spectrums sind ohne Wirkung.

Anmerk. Die Menge des ausgeschiedenen Sauerstoffgases richtet sich nach der Menge der Kohlensäure, welche der Pflanze zugeführt wird; es entspricht auch das Volumen des von der Pflanze ausgeschiedenen Gases dem Volumen der von ihr aufgenommenen Kohlensäure, dagegen besteht das ausgeschiedene Gas nicht aus Sauerstoffgas allein, sondern es ist demselben eine mehr oder weniger beträcht-

Digitized by Google

liche Menge von Stickgas beigemengt. Draper (l. c. 180) erhielt z. B. folgende Resultate:

Pinus Taeda.

Versuch.	Sauerstoff.	Stickstoff.
1	16,16	8,34
2	27,16	13,84
3	22,33	21,67

Poa annua.

1	90,0	10,0
2	77,90	22,10

Werden die Versuche auf die Art angestellt, daß die Pflanzen unter Brunnenwasser der Sonne ausgesetzt werden, so stammt ein Theil des Stickgases ohne Zweifel aus dem Wasser, so wie ein anderer Theil aus der in den Lufthöhlen der Pflanze enthaltenen Luft; diese Umstände erklären aber die Aushauchung von Stickgas nicht vollständig, denn nach Draper's Versuchen findet eine solche auch dann statt, wenn in Wasser, welches kein Stickgas enthält, mit Pflanzen experimentirt wird, welchen durch die Luftpumpe alle Luft entzogen wurde, und es nimmt mit der Dauer des Versuches die Menge des ausgehauchten Stickgases relativ zur Menge des Sauerstoffgases zu, während das umgekehrte Verhältniß stattfinden müßte, wenn diese Beimengung auf einer Diffusion beruhen würde, welche zwischen dem von der Pflanze ausgehauchten Sauerstoffgase und dem im Wasser und in der Pflanze enthaltenen Stickgase eintreten würde. Draper zieht aus seinen Versuchen den Schluß, daß die Aushauchung von Stickgas eine constante und nothwendigerweise mit der Aushauchung von Sauerstoffgas verbundene Erscheinung sei und vermuthet, daß sie sogar der primäre Vorgang sei, welcher die Zersetzung der Kohlensäure erst einleite, daß sie einer Zersetzung einer stickstoffhaltigen Substanz des Blattes, welche bei der Zersetzung der Kohlensäure die Wirkung eines Ferments ausübe, zuzuschreiben sei.

Bouffingault (Econom. rurale, I. 58) zog aus dem Ergebnisse der Sauſſure'schen Versuche den entgegengesetzten Schluß, indem in einzelnen Versuchen die Aushauchung von Stickgas so bedeutend war, daß der Stickstoffgehalt der Pflanze nicht für dieselbe zureichte; er glaubt daher, man werde kaum etwas anderes annehmen können, als daß das Stickgas aus dem Wasser und aus der in der Pflanze enthaltenen Luft stamme. Unter diesen Verhältnissen ist eine Prüfung dieses Verhältnisses durch genaue Versuche ein Bedürfniß.

Daß die Menge des von der Pflanze ausgeschiedenen Sauerstoffgases der Menge der aufgenommenen Kohlensäure nicht gleich ist, hat seinen Grund ohne Zweifel darin, daß ein Theil des im grünen Parenchyme der Pflanze frei gewordenen Sauerstoffgases in andern Organen derselben mit oxydirbaren in ihnen enthaltenen Substanzen in Verbindung tritt. Hierfür sprechen manche Erscheinungen. Wenn man abgeschnittene Blätter von Wasserpflanzen z. B. von Vallisneria, Potamogeton, Nymphaea, Hydrocharis, deren Gewebe mit weiten Luftcanälen durchzogen sind, unter Wasser dem Lichte aussetzt, so tritt das Sauerstoffgas nicht auf der Oberfläche der Blätter, sondern aus der Durchschnittsfläche der Luftcanäle hervor. Es ist also deutlich, daß das Gas, wenn es die Epidermis durchdringen soll, einen gewissen Widerstand zu überwinden hat, und wir dürfen wohl schließen, daß auch bei unverletzten Pflanzen ein Theil des in der grünen Blattsubstanz bereits ausgeschiedenen Sauerstoffgases durch die Intercellulargänge und Gefäße in den Stamm und die Wurzeln der Pflanze übergeführt wird, also in nicht grün gefärbte Organe gelangt, welche, wie weiter unten erhellen wird, Sauerstoffgas absorbiren; es muß also ein Theil des Sauerstoffgases bei Bestimmung der von der Pflanze gebildeten Menge fehlen. Für diesen Vorgang spricht die Beobachtung von Dutrochet (Mémoir. I 340), daß bei Nymphaea lutea die im Innern der Pflanze enthaltene Luft desto weniger Sauerstoffgas enthält, je entfernter von den Blättern dieselbe aufgefangen wird, in der Wurzel 8 Proc., im Stamme 16 Proc., in den Blättern 18 Proc. In Uebereinstimmung hiermit steht, daß die Gefäße des Kürbisstengels bei Tage 27,9 bis 29,8 Proc. Sauerstoffgas enthalten (Bischoff, de vera vas. spir. natura, 83), während in denselben bei Nacht kein Sauerstoffgas, dagegen viele Kohlensäure gefunden wird (Focke, de respirat. veget. 21).

Als ein Curiosum mag angeführt werden, daß, nach den Angaben von Schultz (die Entdeckung der wahren Pflanzennahrung), die ganze Lehre, daß die Pflanzen

Digitized by Google

an der Stelle von aufgenommener Kohlensäure, Sauerstoffgas aushauchen, auf einem Irrthume beruht, indem die grünen Pflanzentheile unter dem Einflusse des Lichtes zwar die vegetabilischen Säuren und pflanzensauren Salze, so wie die Mineralsäuren zersetzen, aber hierin gerade die Kohlensäure eine Ausnahme macht. Wunderbarer Weise wird unter den Säuren, welche das meiste Sauerstoffgas liefern, die Salzsäure genannt, welche gar keinen Sauerstoff enthält. Es braucht wohl nicht bemerkt zu werden, daß Wiederholung der Versuche durch Bouſſingault, Griſebach, Griſchow der Experimentirkunst eines Sauſſure der des Berliner Physiologen gegenüber ihr volles Recht angedeihen ließ.

Die Aufnahme von Kohlensäure und Aushauchung von Sauerstoffgas durch die grün gefärbten Theile unter Einfluß des Lichtes ist nur ein Theil des verwickelten Verhältnisses, in welchem die Pflanzen zur atmosphärischen Luft stehen. Wir müssen, um uns eine Vorstellung von demselben bilden zu können, zugleich das Verhalten der grünen Theile in der Dunkelheit und der nicht grün gefärbten Organe untersuchen. Auch hier ist Sauſſure wieder der Hauptführer.

Sobald grün gefärbte Theile dem Einflusse des Lichtes entzogen werden, wandelt sich ihre Einwirkung auf die sie umgebende Luft in die entgegengesetzte um, sie absorbiren nun Sauerstoffgas und hauchen Kohlensäure aus. Die Menge des aufgenommenen Sauerstoffgases wechselt bei den Blättern verschiedener Pflanzen innerhalb 24 Stunden von der Hälfte bis zum achtfachen Volumen der Blätter. Das Volumen der ausgehauchten Kohlensäure ist etwas geringer, als die Menge des aufgenommenen Sauerstoffgases; werden die Blätter wieder ans Licht gebracht, so hauchen sie dieses verschwundene Sauerstoffgas wieder aus.

Sämmtliche nicht grün gefärbte Theile (Pilze, Wurzeln, Stämme, Blüthen) nehmen, sie mögen dem Lichte ausgesetzt sein oder nicht, Sauerstoffgas auf und hauchen Kohlensäure aus.

Es ist gebräuchlich, diese Aufnahme und Aushauchung bestimmter Gasarten mit dem Ausdrucke der Reſpiration zu benennen. Manche haben den Ausdruck für unpassend gehalten, weil die Pflanzen kein Respirationsorgan hätten u. dergl. mehr. Streiten wir uns nicht um Worte, sondern untersuchen wir, in welchem Verhältnisse diese Vorgänge unter einander und zum Leben der Pflanze stehen.

Die Pflanzen haben dem Gesagten zu Folge eine doppelte Respiration, eine Kohlensäure verzehrende und Sauerstoffgas aushauchende bei Tage in den grün gefärbten Organen und eine mit Verzehrung von Sauerstoffgas und Bildung von Kohlensäure verbundene bei Nacht in den grünen Organen und bei Tag und Nacht in den nicht grün gefärbten.

Ueber die Frage, welcher dieser beiden Respirationsprocesse der ergiebigere ist, ob im Ganzen genommen die Pflanze eine größere Menge von Kohlensäure verzehrt oder bildet, ob also die Respiration der Pflanzen im Ganzen ein Desoxydationsproceß oder ein Oxydationsproceß ist, gewähren wieder die Versuche von Sauſſure volle Aufklärung.

Wird eine Pflanze mit einem bestimmten Volumen atmosphärischer Luft abgeschlossen, so findet man nach einer gleichen Anzahl von Tagen und Nächten die Luft in Hinsicht auf ihr Volumen und ihre Zusammensetzung unverändert: es hat also die Pflanze bei Nacht eben so viele Kohlensäure gebildet, als bei Tage zersetzt. Wird dagegen der atmosphärischen Luft, in welcher die Pflanze vegetirt, Kohlensäure zugesetzt, oder der Pflanze kohlensaures Wasser zum Aufsaugen gegeben, so haucht dieselbe Sauerstoffgas in die sie umgebende Luft aus.

Digitized by Google

Es unterliegt keinem Zweifel, daß sich die im Freien befindlichen Pflanzen in derselben Lage befinden, wie die Pflanzen, welche den zuletzt angeführten Versuchen unterworfen wurden. Der Atmosphäre wird beständig durch Fäulniß, Verbrennung, durch das Athmen der Thiere, durch vulkanische Ausströmungen, durch Mineralquellen u. s. w. eine sehr beträchtliche Menge von Kohlensäure zugesetzt; dieser beständige Zuschuß von Kohlensäure über das gewöhnliche Maaß wird wieder von den Pflanzen aus der Luft entfernt und durch Sauerstoffgas ersetzt. Es verbessern also die Pflanzen die Luft nicht durch Vermehrung ihres Sauerstoffgehalts (wenn wir von derjenigen Kohlensäure absehen, welche sich nicht auf Kosten des Sauerstoffgases der Luft bildet, wie die in den vulkanischen Ausströmungen enthaltene), sondern durch Entfernung der in die Luft beständig ausströmenden und auf Kosten des atmosphärischen Sauerstoffgases gebildeten Kohlensäure.

Um den Einfluß kennen zu lernen, welchen diese beiden Arten der Respiration auf den Lebensproceß der Pflanzen äußern, müssen wir untersuchen, welche Erscheinungen eintreten, wenn der eine und der andere dieser Athmungsproceße unterbrochen wird.

Wird es den Pflanzen dadurch, daß sie dem Lichte entzogen werden, unmöglich gemacht, Kohlensäure aufzunehmen und Sauerstoffgas auszuhauchen, so leidet ihre Ernährung, und sie werden bleichsüchtig. Sie fahren zwar fort, auf Kosten der Nahrungsstoffe, welche in ihren älteren Theilen enthalten sind, neue Triebe zu bilden; diese sind sogar länger, als die unter dem Einflusse des Lichtes sich entwickelnden, aber schwach und weich, die Blätter bleiben klein und färben sich nicht grün, die normale Beschaffenheit der Säfte bildet sich nicht aus, bittere, milchende Pflanzen bleiben süß u. s. w. Es können die Pflanzen zum Theile monatelang in diesem kränklichen Zustande verharren, allein auf die Dauer ertragen sie denselben nicht.

Steigert man dagegen umgekehrt die mit Verzehrung von Kohlensäure verbundene Respiration dadurch, daß man, während die Pflanzen dem Lichte ausgesetzt sind, ihnen eine ungewöhnliche Menge von Kohlensäure zuführt, so wird ihre Ernährung gesteigert. Selbst wenn ihnen nichts als Wasser und Kohlensäure geboten wird, können sie ihre organische Substanz vermehren, und diese Zunahme beträgt dem Gewichte nach etwa das Doppelte von dem Gewichte des Kohlenstoffs, welcher in der aufgenommenen Kohlensäure enthalten war.

Anmerk. In einem Versuche von Sauſſure eigneten sich Pflänzchen von Vinca 217 Milligramm Kohle aus der aufgenommenen Kohlensäure an, und es nahm ihre organische Substanz um 531 Milligr. zu; zwei Pflanzen von Mentha aquatica verzehrten an Kohle 159 Milligr. und nahmen an Gewicht um 318 Milligr. zu (Recherches. 226).

Unterbricht man die mit Einsaugung von Sauerstoffgas und Bildung von Kohlensäure verbundene Respiration der Pflanzen dadurch, daß man die ganze Pflanze in eine Luft bringt, welche kein Sauerstoffgas enthält, z. B. in Stickgas, oder bringt man die Pflanzen unter die Luftpumpe, so werden sogleich alle Functionen der Pflanze gelähmt. Die Blatt- und Blüthenknospen bleiben in ihrer Entfaltung stehen und verfaulen, die Blätter richten sich nicht mehr nach dem Lichte, sie zeigen die abwechselnden Bewegungen des Wachens und Schlafens nicht mehr; reizbare Blätter verlieren ihre Reizbarkeit (Dutrochet, Mémoires. I. 361. 483); selbst ein-

Digitized by Google

zelne Organe, welche man von der Luft abschließt, gehen zu Grunde, während die übrigen fortleben, z. B. Wurzeln, welche man zu tief mit Erde bedeckt. Besonders schnell gehen die Pflanzen zu Grunde, wenn sie in sauerstoffleerer Luft in der Dunkelheit gehalten werden, z. B. ein sonst so lebenszäher Cactus schon in 5 Tagen (Sauſſure, l. c. 87). Besser ertragen die Pflanzen einen solchen Aufenthalt, wenn sie der Abwechselung des Tages und der Nacht ausgesetzt werden, indem sie bei Tage eine kleine Menge von Sauerstoffgas aus ihrer eigenen Substanz aushauchen und mit dieser bei Nacht Kohlensäure bilden, welche sie wieder bei Tage zersetzen. Es können die Pflanzen auf diese Weise ihr Leben lange fristen, freilich nur sehr kümmerlich und ohne daß sie ein Wachsthum zeigen; entzieht man ihnen aber die geringe Menge von Sauerstoffgas, welche sie bildeten, durch Schwefel und Eisenfeile, oder die Kohlensäure durch Kalkhydrat, so sind sie nicht im Stande, diese Gase zum zweiten Mal zu bilden, und gehen zu Grunde.

Aus den angeführten Thatsachen erhellt, daß die Respiration der grüngefärbten Theile während der Einwirkung des Lichtes in Beziehung zum Ernährungsproceß der Pflanze steht, indem dieser mit Unterbrechung jener Function abnorm wird, daß jedoch die Pflanze unter diesen Verhältnissen ihr Leben lange Zeit fristen kann. Die zweite Respiration dagegen, welche allen Theilen gemeinschaftlich zukommt, in einer Aufnahme von Sauerstoffgas und einer Aushauchung von Kohlensäure besteht, diese hat unmittelbar Beziehung zum Leben der Pflanze. Wird der chemische Proceß, welcher in Folge der Einwirkung des Sauerstoffgases auf die Pflanzensubstanz in allen Organen derselben beständig stattfindet, unterbrochen, so tritt bei der Pflanze eben so gut wie beim Thier ein asphyktischer Zustand ein, dem schnell der Tod folgt. Wenn wir von einer Respiration der Pflanzen sprechen wollen, so verdient diese Sauerstoff verzehrende Athmung weit mehr diesen Namen, als die Sauerstoff aushauchende, zum Ernährungsproceß gehörende Athmung der grünen Organe. Es entspricht in dieser unmittelbaren Beziehung zum Leben die Respiration der Pflanzen durchaus der Respiration der Thiere; das Sauerstoffgas ist für die Pflanze eine wahre Lebensluft. Das Verhalten der Pflanze zur Atmosphäre wird aber dadurch verwickelter, daß sie das Sauerstoffgas nicht, wie das Thier, bloß von außen aufnimmt, sondern dasselbe zum Theil in ihren grünen Organen selbst bereitet.

Anmerk. Es heißt seine Augen gegen offen daliegende Thatsachen verschließen, wenn Liebig (Chemie in ihrer Anwend. auf Agric. u. Physiol. 6. Aufl. 29) darauf beharrt, daß die Sauerstoff verzehrende Respiration gar nicht existire, daß die Aufnahme von Sauerstoff mit dem Leben der Pflanzen nichts zu thun habe, sondern ein Oxydationsproceß sei, welcher im todten Holze, wie in der lebenden Pflanze vorkomme, und daß die Aushauchung von Kohlensäure mit der Einsaugung von Sauerstoffgas in keiner Verbindung stehe, sondern daß die Kohlensäure einfach mit dem durch die Wurzeln aufgenommenen Wasser durch den Stamm, wie in einem baumwollenen Dochte, in die Höhe steige und in die Luft austrete.

Wenn den Pflanzen bei der großen Verbreitung von Wasser und Kohlensäure beinahe an jedem Orte volle Gelegenheit gegeben ist, sich die drei Hauptelemente ihrer Substanz (Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff) anzueignen, so finden sie dagegen nicht überall Gelegenheit, die zu einer kräftigen Entwickelung nöthige Menge von Stickstoff aufzunehmen, weßhalb auch bei der Düngung die stickstoffhaltigen Substanzen eine solche bedeutende Rolle spielen. Das Stickgas der atmosphärischen Luft ist für

Digitized by Google

die Pflanzen ein völlig indifferenter Körper. Schon Sauſſure wies darauf hin, daß die Pflanzen den Stickſtoff nur in der Form von Auflöſungen organiſcher Subſtanzen oder von Ammoniak aufnehmen können; das letztere wurde vorzugsweiſe von Liebig vertheidigt, und es war ſein Verdienſt, durch Verſuche nachgewieſen zu haben, daß Ammoniakdämpfe in der atmoſphäriſchen Luft ſind und Ammoniak ſich in jedem Regen- und Schneewaſſer findet, ſo wie er auf der anderen Seite auf die Anweſenheit einer reichlichen Menge von Ammoniakſalzen in dem aufſteigenden Safte des Ahorns, der Birke u. ſ. w. aufmerkſam machte. Ob dagegen, wie Liebig annimmt, das in der atmoſphäriſchen Luft enthaltene Ammoniak ausreicht, den in den wildwachſenden Pflanzen enthaltenen Stickſtoff zu liefern, und ob nur bei den Culturpflanzen, weil bei dieſen die Production einer großen Maſſe von Blutbeſtandtheilen bezweckt wird, eine reichliche Zufuhr von Ammoniak aus dem Boden nothwendig iſt, das iſt eine ganz andere Frage. Einmal iſt es durch keine Erfahrung bewieſen, daß die Pflanzen Ammoniakdämpfe, welche in der Luft enthalten ſind, zu ihrer Ernährung verwenden können, zweitens iſt es ſogar zweifelhaft, ob dieſes bei Ammoniakſalzen, welche ſie durch die Wurzeln aufnehmen, der Fall iſt, denn nach den Verſuchen von Bouchardat (Recherches s. l. végétation. 24.) wirken dieſe Salze, wenn ſie in wäſſeriger Auflöſung von den Pflanzen eingeſaugt werden, in 1000- und 1500facher Verdünnung giftig auf dieſelben ein. Durch viele Erfahrungen iſt dagegen bewieſen, daß Ammoniakſalze, welche dem Boden beigemengt werden, das Wachsthum der Pflanzen bedeutend fördern. Dieſer verſchiedene Erfolg macht höchſt wahrſcheinlich, daß die Ammoniakſalze Verbindungen mit Beſtandtheilen des Bodens eingehen, welche eine andere Wirkung, als die reinen Salze, auf die Pflanzen ausüben. In dieſer Beziehung ſind die Unterſuchungen Mulder's über die humoſen Subſtanzen vom höchſten Werthe. Dieſen zufolge kann ſich in der Dammerde kohlenſaures Ammoniak nicht als ſolches erhalten, indem es von den organiſchen Säuren des Bodens zerlegt wird; da nun im Boden Verbindungen des Ammoniaks mit Schwefelſäure, Salzſäure u. ſ. w. durch den kohlenſauren Kalk in kohlenſaures Ammoniak umgewandelt werden müſſen, ſo iſt die höchſte Wahrſcheinlichkeit vorhanden, daß die Pflanzen das Ammoniak immer in Verbindung mit den organiſchen Säuren des Bodens zugeführt erhalten, woraus ſich die Verſchiedenheit zwiſchen der giftigen Wirkung reiner Ammoniakſalze und der günſtigen, wenn dieſelben der Ackererde zugemengt werden, erklären würde. Es iſt ferner nichts weniger als bewieſen, daß in der Luft ſo viel Ammoniak enthalten iſt, daß es als irgend ausreichendes Mittel, die Pflanzen mit Stickſtoff zu verſehen, betrachtet werden könnte, wogegen die Verſuche von Mulder auf eine Erzeugung deſſelben im Boden hinweiſen; jedenfalls iſt die Menge des im Boden enthaltenen eine höchſt beträchtliche, nach Krocker (Berzelius' Jahresbericht XXVI. 265), beträgt ſie in einer 10″ tiefen Bodenſchichte auf einem Hectar im Sandboden 4045, im Thonboden 20314 Pfunde. Aus dieſen Umſtänden, ſo wie aus den Verſuchen von Bouſſingault und Mulder geht jedenfalls hervor, daß es nicht die Blätter, ſondern die Wurzeln ſind, durch welche die Pflanzen die Subſtanzen, welche ihnen den Stickſtoff liefern, aufnehmen, während umgekehrt bei der Aufnahme der Kohlenſäure die Blätter die vorzugeweiſe thätige Rolle ſpielen.

Digitized by Google

d. Verarbeitung der Nahrungsstoffe.

Von den chemischen Vorgängen im Innern der Pflanzen, auf welchen die Assimilation der aufgenommenen Nahrungsstoffe und die allmälige Umsetzung derselben zu den verschiedenen Verbindungen, welche die Pflanze enthält, beruht, wissen wir so gut als gar nichts. Es fallen uns bei Betrachtung des Ernährungsprocesses der Pflanzen zunächst zwei Umstände ins Auge: 1) die ungemein große Uebereinstimmung aller Pflanzen hinsichtlich der Production einer Reihe von neutralen Kohlenhydraten, welche das Material zur Bildung der festen Theile der Pflanzen liefern, so wie hinsichtlich der Bildung von Proteinsubstanzen, welche beim Entwickelungsproceß der Zellen eine thätige Rolle spielen; 2) eine unendliche Verschiedenheit von chemischen Verbindungen, welche ungeachtet des gleichförmigen Baues und der Uebereinstimmung des Ernährungsprocesses, so weit er sich auf das Wachsthum bezieht, in den verschiedenen Organen der einzelnen Pflanzengruppen niedergelegt sind.

Die Chemiker der neueren Zeit, namentlich **Mulder**, haben es versucht, die Bildung der in überraschendem Grade zahlreichen Producte durch so einfach und gleichförmig organisirte Körper, wie die Pflanzen sind, begreiflich zu machen. Da die Pflanze ein Complex von geschlossenen, eine Flüssigkeit enthaltenden Bläschen sei, deren Inhalt unter einander durch Endosmose in gegenseitiger Verbindung stehe, so sei schon durch diese Structur die Möglichkeit zu der Bildung der mannigfachsten chemischen Verbindungen gegeben. Wenn wir uns auch denken wollten, daß eine Pflanze in allen ihren Zellen eine Flüssigkeit von derselben Mischung hätte, so könnte sich dieses Gleichgewicht keinen Augenblick erhalten; auf der einen Seite werde nämlich durch Ausdünstung des einen Organes in den Zellen desselben der Saft consistenter und schon dadurch ein Gegensatz gegen die übrigen Zellen hervorgerufen, während in den Zellen eines anderen Organes vermöge der Endosmose eine diluirtere Flüssigkeit aufgenommen und dadurch Veranlassung zu einer Saftströmung von diesem Organe zu jenem, und eben damit zu einer durch alle Organe sich verbreitenden Ungleichförmigkeit der Mischung gegeben sei. Wenn man nun hinzunehme, daß auf der einen Seite Ammoniak mit organischen Verbindungen in die Zellen aufgenommen werde, während auf der anderen Seite Kohlensäure zersetzt, ihr Kohlenstoff angeeignet und ihr Sauerstoff ausgeschieden werde, ferner daß die Zellwandungen durch Contactwirkung auf den Inhalt der Zellen einwirken und daß diese Einwirkung wieder nach der verschiedenen chemischen Beschaffenheit der Zellwandung und des Inhaltes eine andere sei, so werde es erklärlich, wie die mannigfachsten Umsetzungen des Zelleninhaltes und die Bildung der zahlreichen Producte des Pflanzenreiches zu Stande komme, welche nur darin eine Gränze finde, daß sich die Elementarstoffe nicht unter allen Verhältnissen unter einander verbinden.

Das alles ist recht und gut, allein wir kommen damit um keinen Schritt in der Kenntniß des vegetabilischen Ernährungsprocesses weiter. Wenn wir den Inhalt aller Gefäße eines chemischen Laboratoriums in gegenseitige Verbindung bringen, so können wir allerdings erwarten, daß eine zahllose Folgenreihe von chemischen Processen daraus hervorgeht, allein welche, wissen wir nicht, so lange wir nicht wissen, welches der Inhalt

Digitized by Google

eines jeden Gefäßes ist, in welcher Reihenfolge und unter welchen Umständen der Inhalt des einen mit dem Inhalte des anderen zusammentrifft. Dieses ist, was wir in der Pflanze nicht wissen, und so lange es nicht erforscht ist, können wir nur mehr oder weniger wahrscheinliche Vermuthungen aufstellen.

Diese Umstände mögen es entschuldigen, wenn ich mich über diesen Gegenstand so kurz als möglich fasse.

Eine der allgemeinsten Erscheinungen, indem sie allen grün gefärbten Pflanzen zukommt, ist, wie wir gesehen haben, die Aufnahme von Kohlensäure und Aushauchung von Sauerstoffgas. Die Versuche von Sausure weisen nach, daß dieser Proceß in der innigsten Verbindung mit der Bildung von organischer Substanz steht; nichts schien leichter zu sein, als diesen Vorgang zu erklären. Die neutralen Verbindungen der Pflanze (Zucker, Gummi, Stärkemehl, Inulin, Cellulose) bestehen aus Kohlenstoff und den Bestandtheilen des Wassers; man durfte nur annehmen, es werde die Kohlensäure in den Blättern zersetzt, ihr Sauerstoff in Gasform ausgeschieden, ihr Kohlenstoff mit Wasser, an dem es in der Pflanze nie fehlt, verbunden, und der ganze Proceß war auf die einfachste Art erläutert. Diese Theorie fand daher auch allgemeinen Beifall und in allen Schriften ist von der in den Blättern stattfindenden Zersetzung der Kohlensäure als von einer ausgemachten Thatsache die Rede, allein an einem Beweis, daß sich die Sache wirklich so verhält, fehlt es durchaus. Liebig machte darauf aufmerksam, es sei weit wahrscheinlicher, daß nicht die schwer zersetzbare Kohlensäure, sondern das leicht zersetzbare Wasser in seine Bestandtheile zerlegt und der Sauerstoff desselben ausgeschieden werde, während sein Wasserstoff mit den Bestandtheilen der Kohlensäure in Verbindung trete. Das Resultat wäre natürlicher Weise das gleiche. Man hat kein Mittel, die Richtigkeit einer oder der anderen dieser Theorien zu prüfen. Möglich ist aber, daß sie beide in gleichem Grade falsch sind, daß die Kohlensäure nicht mit dem Wasserstoff des Wassers, sondern mit einer anderen in der Pflanze enthaltenen Substanz eine Verbindung eingeht, und daß der Sauerstoff durch Zersetzung einer bereits gebildeten organischen Substanz frei wird. Das letztere ist die Ansicht von Mulder, welcher annimmt, die Pflanze zersetze nicht die Kohlensäure, weil sie grün sei, sondern während sie grün werde; es bilde sich unter dem Einflusse des Lichtes beständig neues Chlorophyll, dabei entstehe das mit demselben verbundene Wachs aus Amylum, womit nothwendiger Weise eine Ausscheidung von Sauerstoff verbunden sei, dieser Sauerstoff entweiche zum Theil unter Gasform, zum Theil oxydire er das farblose Chlorophyll und wandle dieses in grünes um. Umgekehrt nimmt Draper, wegen der Ausscheidung von Stickgas, welche er für eine nothwendige hält, an, das Chlorophyll wirke bei dem Proceß der Kohlensäurezersetzung nach Art eines Fermentes und erleide dabei selbst eine Zersetzung, in deren Folge Stickgas frei werde. Auf diese Weise gehen schon bei dem ersten Schritt der vegetabilischen Ernährung, welchen man für den am besten erforschten hielt, die Ansichten aus einander; für jede derselben spricht eine gewisse Wahrscheinlichkeit, bewiesen ist keine. Sicher ist nur, daß Kohlenstoff und Wasser in der Pflanze zurückbleiben und von ihr zur Bildung von organischer Substanz verwendet werden.

Ueber die Frage, zu welcher Verbindung die aufgenommenen Nahrungsstoffe zunächst zusammentreten, stehen die Ansichten der Chemiker in

keiner besseren Uebereinstimmung. Aus den Versuchen von Saussure geht hervor, daß Pflanzen, welchen nur Kohlensäure und Wasser zugeführt wird, ungefähr um das Doppelte des Gewichtes vom aufgenommenen Kohlenstoff schwerer werden. Man kann es nun für wahrscheinlich halten, wie dieses auch von Davy angenommen wurde, daß der aufgenommene Kohlenstoff mit den Bestandtheilen des Wassers sogleich zu einer neutralen Verbindung zusammentrete. Diese Verbindung ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine in Wasser auflösliche; da nun in allen grün gefärbten Organen Dextrin gefunden wird, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß dieses oder in anderen Fällen auch Zucker die Form ist, unter welcher die genannten unorganischen Substanzen zur organischen Substanz sich vereinigen.

Dieser Wahrscheinlichkeit dagegen, daß die Bestandtheile des Wassers und die Kohle sogleich zu einer neutralen Verbindung zusammentreten, steht eine andere Wahrscheinlichkeit entgegen. In allen Pflanzen sind außer den neutralen Verbindungen organische Säuren enthalten, in welchen der Sauerstoff zum Wasserstoff sich in stärkerem Verhältnisse, als im Wasser, findet. Unter diesen Säuren ist die Kleesäure am verbreitetsten, indem sie nicht leicht in einer Pflanze fehlt. Diese Säure steht der Kohlensäure am nächsten, indem sie, in wasserfreiem Zustande gedacht, keinen Wasserstoff enthält und sich von der Kohlensäure nur durch einen geringeren Sauerstoffgehalt unterscheidet. Nun kann man es mit Liebig (Chemie in ihrer Anwendung auf Agric., 6te Aufl. 186) für sehr wahrscheinlich halten, daß der desoxydirende, mit der Respiration der grünen Organe verbundene Proceß nicht sogleich die Kohlensäure und das Wasser in neutrale Verbindungen umwandelt, sondern daß zunächst nur eine theilweise Ausscheidung des Sauerstoffs erfolgt und daß sich die Kohlensäure in organische Säuren und zunächst in Kleesäure verwandelt, deren Hydrat wieder durch Ausscheidung von weiteren Mengen von Sauerstoffgas in Weinsäure, diese in Apfelsäure, Citronensäure u. s. w. sich umwandeln kann. Von allen diesen Säuren kann man annehmen, daß sie sich durch Aufnahme von Wasserstoff in Zucker, Amylum u. s. w. zu verwandeln vermögen. Folgt man dieser Vorstellung, so erscheint das constante Vorkommen vegetabilischer Säuren als nothwendig für den Ernährungsproceß der Pflanzen; auch wird zugleich erklärt, warum die Pflanzen nicht gedeihen können, wenn sie nicht eine gewisse Menge von basischen Substanzen, welche sich mit diesen Säuren zu Salzen verbinden, aufnehmen. Bei der Umwandlung einer Säure in eine neutrale Substanz würde die Basis wieder frei, könnte sich mit einer neuen Portion Säure verbinden und es könnte so im Laufe der Zeit eine verhältnißmäßig geringe Menge einer Basis die Bildung von einer sehr großen Menge von neutralen Verbindungen einleiten.

Anmerk. Diese Vorstellung von der Bedeutung der Säuren im vegetabilischen Lebenshaushalte hat etwas sehr Bestechendes, indem durch dieselbe eine Reihe von Fragen ihre Lösung zu erhalten scheint, allein bei näherer Betrachtung zeigen sich doch mehrere Bedenken. Auf der einen Seite erscheint die Annahme, daß sich die Säuren durch eine Zersetzung der Kohlensäure bilden, jedenfalls als eine zu allgemeine, indem bei manchen Pflanzen mit fleischigen Blättern sich in jeder Nacht, also zu einer Zeit, in welcher keine Kohlensäure zersetzt wird, eine Säure bildet, welche bei Tage wieder zersetzt wird. Hier bildet sich ohne Zweifel die Säure durch Oxydation einer neutralen Verbindung. Auf der andern Seite erklärt jene Theorie den Nutzen der basischen Substanzen nicht vollständig. Wenn dieselben keine andere Bestimmung für die Pflanzen hätten, als den Zweck, die

Digitized by Google

freien Säuren zu binden, so wäre es für die Pflanze gleichgültig, welche Basis sie von außen aufnehmen würde, es könnten sich alle gegenseitig ersetzen. Dieses ist allerdings zum Theile für Basen, welche chemisch sehr nahe verwandt sind, wie Kali und Natron, Kalk und Bittererde der Fall, allein diese Stellvertretung ist nur bis zu einem gewissen Grade mit dem Gedeihen der Pflanze verträglich. Bestimmte Pflanzen bedürfen bestimmter Basen, des Kalkes, des Kalis u. s. w., und gehen zu Grunde, wenn sie dieselben nicht im Boden finden. Es stehen also die specifischen Eigenschaften der Basen in einer bestimmten, freilich noch hinsichtlich des Grundes unerklärten Beziehung zum Ernährungsprocesse der Pflanze. Wenn ferner die Säuren diese Uebergangsstufe zwischen der Kohlensäure und zwischen den neutralen Verbindungen bilden, so ist auffallend, warum so viele Pflanzen eine Säure und namentlich Kleesäure in einer weit größeren Menge, als zu diesem Zwecke erforderlich wäre, erzeugen und dieselbe in Verbindung mit Kalk in unauflöslichem Zustande in Krystallform in den Zellen niederlegen, ohne in späterer Zeit diese Krystalle wieder aufzulösen. Nun werden allerdings auch ernährende Stoffe (Amylum, fettes Oel u. s. w.) sehr häufig in den Pflanzen in größerer Menge erzeugt, als das augenblickliche Bedürfniß erfordert, und in den Zellen einzelner Organe niedergelegt, allein diese Ablagerungen sind nur vorübergehende Aufspeicherungen, welche in späterer Zeit verwendet werden; jene Ablagerungen von unauflöslichen Salzen scheinen aber weit eher die Bedeutung zu haben, Verbindungen, welche für die Pflanzen überflüssig sind, aus dem Kreise der belebten Säfte zu entfernen.

Ferner wird durch diese Theorie der Wechsel verschiedener Basen in verschiedenen Altersperioden desselben Organs nicht erklärt. Es geht aus den Analysen von Saussure als allgemeine Regel hervor, daß jugendliche Organe vorzugsweise reich an auflöslichen alkalischen Salzen, ältere reich an Erdsalzen und Metallen sind.

Mit dieser Ansicht über die Bestimmung der Alkalien, die organischen Säuren der Pflanzen zu neutralisiren, steht ein zweiter von Liebig aufgestellter Satz im nächsten Zusammenhange, nämlich die Ansicht, daß für eine jede Pflanzenart die Sauerstoffmenge der in ihrer Asche enthaltenen kohlensauren, bei der Verbrennung aus pflanzensauren entstandenen Salze eine constante sei, es möge die Pflanze auf einem Boden gewachsen sein, auf welchem sie wolle (Chemie in ihrer Anwend. auf Agric. 6. Aufl. 86). Liebig nimmt nämlich an, daß eine Pflanze nicht mehr von der ihr zukommenden Säure bilde, als sie zu ihrem Lebensprocesse gerade bedürfe, daß sie daher gerade so viele Alkalien aufnehme, um diese bestimmte Säuremenge zu binden. Gegen diesen Satz lassen sich dagegen erhebliche Einwendungen machen. Ich habe vorhin bemerkt, daß viele Pflanzen die organischen Säuren nicht in der Menge bilden, welche sie zur Umwandlung derselben in neutrale Verbindungen gebrauchen, sondern in sehr beträchtlichem Uebermaaße, wie z. B. alte Exemplare von Cactus außerordentlich große Massen von weinsteinsaurem oder kleesaurem Kalke als unauflösliche Krystalle für immer in ihren Zellen ablagern; die Kleesäure dieser Krystalle ist dem Ernährungsprocesse ganz entzogen, ihr Kalk würde aber bei der Elementaranalyse als kohlensaurer Kalk erscheinen, ohne daß man aus der Menge derselben einen Schluß auf die für den Ernährungsproceß dieser Pflanzen nothwendige Säuremenge ziehen könnte. Es sind ferner nicht alle Alkalien, welche in der Asche als kohlensaure Salze erscheinen, in der lebenden Pflanze mit organischen Säuren verbunden, sondern in vielen Pflanzen finden sich Krystalle von kohlensaurem Kalke, in vielen Zellmembranen sind kohlensaure Salze eingelagert, und sämmtliche Zellmembranen sind mit Alkalien und Erden verbunden. Aus der Analyse der Asche kann also nicht, wie Liebig annimmt, ein Beweis für jenes Gesetz abgeleitet werden, um so mehr, da wohl auch feuerbeständige Alkalien durch Ammoniak vertreten sein können.

Es mag sich nun mit den chemischen Vorgängen, welchen die neutralen Verbindungen ihre Entstehung verdanken, verhalten wie es will, so ist das wenigstens keinem Zweifel unterworfen, daß sie einem unter Einfluß des Lichtes stattfinden Desoxydationsprocesse ihre Entstehung verdanken. Die Wirkung des letzteren erstreckt sich aber noch weiter, indem es kaum eine Pflanze geben wird, welche nicht Verbindungen enthält, in welchen der Sauerstoff im Verhältniß zum Wasserstoff in geringerer Menge, als im Wasser enthalten ist, oder auch völlig fehlt. Es gehören hierher das Chlorophyll und das mit ihm verbundene Wachs, die incrustirenden Sub-

Digitized by Google

stanzen der Holzzellen, die fetten und die ätherischen Oele, die Harze, das Kautschuk u. s. w. Von diesen sämmtlichen Bestandtheilen (wenn wir etwa die fetten Oele ausnehmen, welche ohne Zweifel aus Amylum entstehen) ist nicht bekannt, aus welchen anderen Verbindungen sie entstehen; keinem Zweifel kann es aber unterliegen, daß ihr Wasserstoffgehalt ursprünglich von Wasser abstammt, und daß ihre Entstehung mit einer Ausscheidung von Sauerstoff verbunden ist. Es ist auch bei vielen derselben, namentlich bei Bildung der ätherischen Oele auffallend, wie sehr ihre Entstehung durch die Einwirkung eines kräftigen Sonnenlichtes befördert wird.

Den stickstofflosen Verbindungen stehen die stickstoffhaltigen gegenüber. Wenn sie gleich der Masse nach gegen die ersteren weit zurückstehen, so ist doch ihre Bedeutung für die Lebenserscheinungen der Pflanzen eine um nichts geringere; es sind, wie wir gesehen haben, stickstoffhaltige Substanzen, welche als Primordialschlauch die Zelle auskleiden, unter deren unmittelbaren Einfluß also der Zelleninhalt gestellt ist, von ihnen geht die Entwickelung neuer Zellen aus, sie leiten die Zersetzung der Kohlensäure ein. Dieses sind ohne Zweifel nur wenige Bruchstücke von der großen Rolle, welche diese Stoffe in der lebenden Pflanze spielen, denn viele chemische Processe, wie die der Gährung, der Bildung von Blausäure aus Amygdalin, die Umwandlung der Stärke durch Diastase u. s. w. weisen darauf hin, daß hauptsächlich von den Proteinsubstanzen der Anstoß zur Umsetzung anderer vegetabilischer Verbindungen ausgeht. Auf die große Wichtigkeit, welche diese Substanzen im Lebenshaushalte der Pflanzen haben, weisen auch ihre anatomischen Verhältnisse hin, indem sie in allen Organen, die zu einer weiteren Entwickelung bestimmt sind, und denen eine bedeutendere physiologische Thätigkeit übertragen ist, in großer Menge enthalten sind, z. B. in den Wurzelspitzen, in den Blatt- und Blüthenknospen, in den Pollenkörnern, im Embryosack des Eies, im Samenkorne, während sie in den älteren, hauptsächlich zur Fortleitung der Säfte dienenden Organen sich in weit untergeordneterer Menge finden.

Daß zur Bildung der Proteinsubstanzen Ammoniak in Verbindung mit organischen Substanzen den nöthigen Stickstoff liefert, ist nach dem oben Angeführten so gut als gewiß. In welchem Organe und unter welchen Bedingungen sich diese Verbindungen bilden, wissen wir nicht. Mulder (phys. Chemie. 743) ist der Ansicht, daß sie sich sogleich in den Wurzelspitzen bilden und von hier aus in der Pflanze verbreiten. Dieser Ansicht möchte aber wohl eine bestimmte Thatsache gegenüberstehen, nämlich das Vorkommen von Ammoniaksalzen im aufsteigenden rohen Nahrungssafte, welches eher darauf hinweist, daß die Bildung der stickstoffhaltigen Verbindungen, wenn nicht allein, doch vorzugsweise im Blatte erfolgt.

Von der Bildung der übrigen stickstoffhaltigen Verbindungen der Pflanze, wie der Pflanzenalkalien, des Indigo u. s. w., und von ihrer Bedeutung für die Pflanze wissen wir einfach nichts; ich halte daher an diesem Orte jede weitere Bemerkung über dieselben für überflüssig.

c. Secretionen.

Bei Betrachtung des Ernährungsprocesses der Pflanze drängt sich die Frage auf, werden bei der Reihe von Umsetzungen, welche die gegenseitige Einwirkung der in der Pflanze enthaltenen Substanzen hervorruft,

Digitized by Google

lauter Producte gebildet, welche für die Ernährung und das Wachsthum der Pflanze noch einen bestimmten Zweck haben, oder entstehen dabei auch Verbindungen, welche für die Functionen der lebenden Pflanze von keiner Bedeutung mehr sind, und welche aus den Zellen, welche den Lebensfunctionen der Pflanze vorstehen, entfernt werden müssen? Diese Frage ist mit Sicherheit nicht zu beantworten, so lange man auf der einen Seite mit dem Ernährungsproceß so unvollkommen bekannt ist, daß man über die mit demselben verbundenen chemischen Vorgänge nur mehr oder weniger gewagte Hypothesen, aber keine irgend das Einzelne aufklärende Kenntnisse besitzt, und so lange man auf der anderen Seite nicht aus physiologischen Gründen die Bedeutung von einer großen Zahl von chemischen Verbindungen kennt, welche sich in größerer oder kleinerer, jedoch nicht in allgemeiner Verbreitung im Pflanzenreiche finden, z. B. von den ätherischen Oelen, Harzen, von den Milchsäften, von den Pflanzenalkalien u. s. w., welche Stoffe man gewöhnlich mit dem Ausdruck von Secretionen bezeichnet. Ein großer Theil dieser Stoffe, namentlich die ätherischen Oele, die Alkalien, der größte Theil der Milchsäfte, sind, wenn sie einer Pflanze zur Auffaugung dargeboten werden, und zwar eben sowohl für die Pflanzenarten, von denen sie bereitet werden, als für andere, im höchsten Grade giftig. Es sind diese Secrete auch gewöhnlich in den Pflanzen von den übrigen Stoffen räumlich getrennt, indem sie, wie dieses bei ätherischen Oelen häufig ist, in besonderen Zellen eingeschlossen sind, oder indem sie in Canälen, welche zwischen den Zellen verlaufen, enthalten sind, wie dieses häufig bei ätherischen Oelen und Harzen und allgemein bei den Milchsäften der Fall ist. Diese Canäle sind bei der Mehrzahl der einen Milchsaft enthaltenden Pflanzen mit einer besonderen Membran ausgekleidet, und werden alsdann Milchsaftgefäße genannt, können aber kaum von den bloßen, zwischen den Zellen verlaufenden, einer eigenen Membran entbehrenden Canälen geschieden werden, indem bei manchen Pflanzen, z. B. Rhus, wahrer Milchsaft in den letzteren vorkommt.

Anmerk. Obgleich die Lehre vom Milchsafte zu dem Gegenstande der vorliegenden Schrift, der Zelle, nur in entfernterer Beziehung steht, so kann ich doch nicht umhin, die von Schultz aufgestellten Ansichten kurz zu berühren, da dieselben, wenn sie sich bestätigen würden, in der Lehre von der Ernährung der Pflanzen eine vollständige Umänderung bewirken würden. Schultz hat sich seit einer langen Reihe von Jahren in vielen Schriften (vorzugsweise in: Die Natur der lebenden Pflanze, 1823 — 1828; Sur la circulation et sur les vaisseaux laticifères dans les plantes, 1839; Die Cyclose des Lebenssaftes, 1841) bemüht, eine durchgängige Analogie zwischen dem Milchsafte und dem Blute der Thiere nachzuweisen. Nach seiner Ansicht ist der Milchsaft organisirt, besteht aus einem außerhalb der Pflanze gerinnenden Plasma und aus Kügelchen, welche den Lymphkügelchen und Blutkügelchen entsprechen. Beim Gerinnen des Milchsaftes soll sich aus seinem Plasma ein elastisches Gerinnsel, wie beim Blute der Faserstoff, ausscheiden, welches aus reinem oder mit Wachs und Gummi gemengtem Kautschuk bestehen soll und welches die aus fettartigen und wachsartigen Stoffen bestehenden Kügelchen, von welchen die größeren von einer Membran umschlossen seien, einschließe. Außer dem Kautschuk enthalte das Plasma Zucker, Eiweiß, Gummi und Salze in Auflösung.

An allen diesen Angaben über die analoge Organisation des Milchsaftes und des Blutes ist auch nicht ein wahres Wort. Das Kautschuk ist, wie ich durch die einfachsten Versuche nachwies (über den Milchsaft u. seine Bewegung in Bot. Zeit, 1843. 553) nicht im Plasma aufgelöst, sondern bildet die Kügelchen, welche einer umhüllenden Membran und überhaupt jeder Organisation entbehren; der flüssige Theil des Saftes enthält kein Kautschuk und gerinnt nicht, wohl aber trocknet er an der Luft zu einer brüchigen, aus Gummi bestehenden Kruste ein, welche sich wieder in Wasser auflöst, womit die frühere Beschaffenheit des Milchsaftes wieder

Digitized by Google

hergestellt ist. Die Vergleichung des Milchsaftes mit dem Blute in Hinsicht auf seine Organisation ist daher in jeder Beziehung eine verfehlte.

Der Milchsaft soll, nach Schultz, eine doppelte Bewegung zeigen, eine innere und eine Strömung. Die innere Bewegung, welche man sowohl im frisch ausgeflossenen Milchsafte, als in dem noch in den Gefäßen enthaltenen beobachte, soll darauf beruhen, daß die Molecule des Saftes (unter welchem Ausdrucke die Kügelchen verstanden zu sein scheinen) sich bald mit einander vereinigen, bald wieder von einander trennen. An den Gefäßwandungen soll derselbe Vorgang stattfinden, und man bemerke aufs deutlichste, daß jene Vereinigung und Trennung auf gleiche Weise, wie zwischen den Moleculen des Saftes, so auch zwischen diesen und den Moleculen der Gefäßwandung vor sich gehe, und zwar gehe die Attraction und umgekehrt die Repulsion der Theile des Saftes in einer bestimmten Richtung vor sich, so daß dadurch der ganzen Saftmasse eine progressive Bewegung mitgetheilt werde.

Es ist unmöglich, schlechter zu beobachten und das Gesehene unrichtiger zu deuten, als es von Schultz in Hinsicht auf die innere Bewegung des Milchsaftes geschehen ist. Sind die Kügelchen des Saftes, wie das gewöhnlich ist, klein, so zeigen sie die Brown'sche Molecularbewegung und zwar in einem eingetrockneten und wieder in Wasser aufgelösten Milchsafte ebenso, wie im frischen; sind sie größer, wie im Milchsafte von Sambucus Ebulus, Musa, so fehlt die Molecularbewegung. Alles übrige ist reine Fabel.

Die strömende Bewegung ist, nach der Angabe von Schultz, von äußeren Einflüssen völlig unabhängig und soll in der völlig unverletzten Pflanze, wie in abgetrennten Organen und in einzelnen aus der Pflanze ausgeschnittenen Schichten in gleicher Art vor sich gehen, womit bewiesen sei, daß dieselbe nicht im mechanischen Ausfließen von einem Theile des Saftes aus den Gefäßwänden begründet sei. Man soll in ausgeschnittenen Schichten häufig sehen, wie der Saft von einer Gefäßwunde hinweg in den unverletzten Theil des Gefäßes hineinfließe, während er aus andern Wunden, welche in der Richtung der Saftströmung liegen, ausfließe. Indem nun der Saft in dem einen Theile der Gefäße von den Blättern zur Wurzel, in einem andern Theile in umgekehrter Richtung ströme, so entstehe dadurch eine Art von Circulation (welche Schultz Cyklose benannte), welche jedoch nicht eine bestimmte und vollständige kreisförmige Bahn beschreibe, sondern bei den vielfachen Verästelungen und Anastomosen der Gefäße in viele kreisförmig in sich zurücklaufende Bahnen zerfalle.

Daß der Saft in der verletzten Pflanze in Bewegung sein muß, ist an und für sich klar, denn bekanntlich strömt derselbe aus der Wunde einer verletzten milchenden Pflanze mit Gewalt aus, was nicht durch Contraction der Milchsaftgefäße, sondern durch den Druck der dieselben umgebenden Zellen veranlaßt wird, indem die Erscheinung auch bei solchen Pflanzen, deren Milchsaftcanäle keine eigenen Wandungen haben, vorkommt. Um das Verhalten des Milchsaftes in den Gefäßen zu erforschen, muß man nothwendigerweise an unverletzten Pflanzen experimentiren. Meinen Beobachtungen zufolge muß ich ebensowohl, als Amici und Treviranus seine Bewegung in der unverletzten Pflanze verneinen. Ein Blatt von Chelidonium ist hinreichend durchscheinend, wenn man dasselbe mit seiner unteren Seite nach oben gewendet unter das Mikroskop legt und mit einem Oeltropfen und einem Glasplättchen bedeckt, um die Erscheinungen in den Milchsaftgefäßen sehen zu können. Betrachtet man auf diese Weise das einer unverletzten, im Topfe stehenden Pflanze angehörige Blatt, oder auch ein abgeschnittenes Blatt, an dessen Blattstiel die Schnittfläche gebrannt wurde, um das Ausfließen der Milchsäfte zu hindern, so kommt der Saft, welcher anfänglich in Folge der Bewegungen des Blattes und des Druckes, dem es bei der Ausbreitung auf dem Objecttische des Mikroskops ausgesetzt war, schnell in Ruhe, schneidet man nun mit einer Scheere den Blattstiel ab, so tritt plötzlich die rascheste Strömung ein, bis der ausfließende Saft coagulirt und das weitere Ausfließen hindert. Macht man denselben Versuch an den Blättern von Tragopogon, deren Milchsaftgefäße in ziemlich paralleler Richtung verlaufen, so kann man sich dadurch, daß man das eine Mal die Blattspitze, das andere Mal die Basis des Blattes abschneidet, davon überzeugen, daß der Saft immer in der Richtung gegen die Wunde hinströmt. Ist der Saft in einem Blatte in Ruhe, so reicht der leiseste Druck auf das Blatt hin, um ihn einige Secunden lang in die rascheste Strömung zu versetzen, läßt der Druck nach, so fließt derselbe in umgekehrter Richtung zurück. Amici zeigte, daß der Saft, wenn durch schiefe Stellung des Mikroskopspiegels Sonnenlicht auf eine seitwärts vom Gesichtsfelde liegende Stelle des Blattes geworfen wird, in Strömung kommt und die Strö-

Digitized by Google

mung sich umwendet, wenn das Licht auf die entgegengesetzte Seite geworfen wird. Diesen Erfahrungen zufolge ist es für mich unzweifelhaft, daß die Cyklose nicht existirt und daß die Bewegung des Saftes durch mechanische Ursachen erzeugt wird. Wenn Schultz einen weiteren Beweis für die Cyklose in den Strömungen des in den Zellen enthaltenen Protoplasma findet, von dem er annimmt, es sei dasselbe Milchsaft und in Verzweigungen der Milchsaftgefäße, welche die Zellwandungen durchbohren, enthalten, so ist jedes Wort der Widerlegung überflüssig.

Aus der vorgeblichen Organisation und Bewegung des Milchsaftes zieht Schultz den Schluß, daß derselbe in der Pflanze dieselbe Rolle spiele, wie das Blut in dem Thiere; er nennt ihn deßhalb Lebenssaft, Latex. Daß diese Gründe auf falscher Beobachtung beruhen, habe ich gezeigt; allein auch abgesehen davon, ist aus anderen Gründen der Milchsaft gänzlich ungeeignet, um als allgemeiner Nahrungssaft zu dienen. Erstens kommt derselbe nur bei einer verhältnißmäßig kleinen Anzahl von Pflanzen und zwar ohne eine bestimmte Beziehung zu ihrer sonstigen Organisation und systematischen Stellung vor. Schultz behauptet zwar das Gegentheil, indem er die Milchsaftgefäße bei der größten Anzahl der von ihm untersuchten Familien aufgefunden haben will; allein seine anatomischen Untersuchungen sind gänzlich unzuverlässig, indem er die verschiedensten Sachen vermengte. Zweitens ist die Mischung des Milchsaftes für den angeführten Zweck gänzlich ungeeignet. Schultz vergleicht das aus Kautschuk bestehende Gerinnsel mit dem Faserstoff des Blutes. Die Vergleichung ist, wie oben gezeigt, unrichtig, weil das Kautschuk in der Flüssigkeit des Milchsaftes nicht aufgelöst ist, allein abgesehen davon, könnte seiner Zusammensetzung und seinen chemischen Eigenschaften nach kein ungeeigneterer Bestandtheil der Pflanzen als der vorzugsweise ernährende Stoff bezeichnet werden, als gerade das Kautschuk, bei dem jede Andeutung der Möglichkeit fehlt, daß es einer Umsetzung in der Pflanze fähig ist. Drittens ist der Milchsaft der verschiedenen Pflanzen und häufig der von zunächst verwandten Arten in seiner Mischung äußerst verschieden, darin jedoch stimmen die meisten Milchsäfte überein, daß sie giftig sind. Neben dem scharfen Milchsafte von Euphorbia canariensis steht der milde von E. balsamifera, neben dem narcotischen von Papaver der scharfe von Chelidonium, neben dem narcotischen von Lactuca virosa u. s. w. der nicht giftige anderer Arten von Lactuca, neben dem furchtbar giftigen von Antiaris toxicaria der nicht giftige von A. innocua. Diesem Einwurfe wird freilich von Schultz durch die Behauptung begegnet, die Milchsäfte von Euphorbia u. s. w. seien nicht giftig, sondern der giftige Stoff stamme von gleichzeitig verletzten Secretionsbehältern her; dieses ist jedoch eine völlig aus der Luft gegriffene Ausflucht, für die nicht ein Schatten eines Beweises existirt.

Auf diese Weise ist die ganze Schultz'sche Lehre vom Milchsafte ein Gewebe der unbegründetsten, mit positiven Thatsachen im schreiendsten Widerspruche stehenden Hypothesen.

Wenn die physiologische Bedeutung der im Inneren der Pflanzen aufbewahrten secernirten Flüssigkeiten eine zweifelhafte ist, so könnte dagegen ohne Zweifel der Zweck solcher Secretionen, welche auf der Oberfläche der Pflanzen stattfinden, leichter ermittelt werden, wenn die Flüssigkeiten in solcher Menge ausgeschieden würden, daß sie sich auffammeln ließen. Ob solche Ausscheidungen vorkommen, steht noch dahin. Es können hier natürlicherweise nur solche Secretionen in Frage kommen, welche eine allgemeinere Verbreitung haben, indem locale Ausschwitzungen, welche nur bei einzelnen Pflanzen vorkommen, wie die Säure in den Drüsenhaaren von Cicer arietinum, die klebrigen Aussonderungen der Primeln, Sileneen u. s. w., nur speciellen Zwecken dienen können.

Eine solche Ausscheidung wurde von Vielen der Wurzel zugeschrieben, namentlich von Brugmans (De mutata humorum in regno organico indole. Lugd. Batav. 1789.— Bis auf Schleiden herunter citiren eine Menge von Schriftstellern eine Schrift von Brugmans, de Lolio ejusdemque varia specie; diese Schrift scheint aber gar nicht zu existiren), welcher zu finden glaubte, daß gewisse Pflanzen nicht in der Nachbarschaft bestimmter anderer Pflanzen gedeihen, z. B. Avena neben Carduus arvensis, Weizen neben Erigeron acre, Lein neben Euphorbia

Digitized by Google

Peplus und Scabiosa arvensis u. s. w. Er schrieb dieses der Aussonderung einer wässerigen Flüssigkeit durch die Wurzeln der Unkräuter zu, durch welche die Wurzeln der Culturpflanzen corrodirt werden. Diese Aussonderung wurde von Anderen, z. B. von Pleuk (Physiolog. 43), v. Humboldt (Aphorism. a. d. chemischen Physiol. d. Pflanzen. 116), von Cotta (Naturb. üb. Bewegung d. Safts. 49) als eine Ausscheidung von Excrementen betrachtet und der Nutzen der Brache von der Annahme abgeleitet, daß diese Excremente im Boden vermodern müssen, wenn wieder andere Pflanzen in demselben gedeihen sollen. Diese Ausscheidung der Wurzeln wurde dagegen von Anderen, z. B. Hedwig geläugnet, und es wurde im Allgemeinen kein sehr großer Werth auf dieselbe gelegt. Da wurde die Aufmerksamkeit der Physiologen aufs neue auf die Sache geleitet, als auf Decandolle's Veranlassung Macaire Prinsep (Mém. de la soc. de phys. de Genève. V. 287) Versuche anstellte, welche ein ganz positives Resultat zu geben schienen. Macaire fand nämlich, daß Pflanzen, welche mit ihren sorgfältig ausgegrabenen Wurzeln in Wasser gestellt wurden, an dieses organische Stoffe, und zwar hauptsächlich während der Nacht abtraten, die nach Art der Pflanzen verschieden waren, bei Lactuceen und beim Mohn opiumähnlich, bei Euphorbia scharf, bei Leguminosen gummiartig waren. Zugleich wollte er gefunden haben, daß essigsaures Blei, welches die Pflanzen aufgenommen hatten, wieder auf diesem Wege ausgeschieden wurde, ferner daß in Wasser, in welches die Aussonderungen übergegangen waren, Pflanzen derselben Art nicht gedeihen, wohl aber andere Arten dasselbe ohne Schaden aufnehmen können. Aus diesen Versuchen leitete Decandolle den Schluß ab, daß diese Aussonderung der Urinsecretion der Thiere zu vergleichen sei, und erklärte aus dem Satze, daß kein organisches Wesen seine eigenen Excremente als Nahrung benutzen könne, die Erfahrung, daß Culturpflanzen, z. B. die Cerealien, nicht ununterbrochen auf demselben Boden gedeihen können.

Die Wiederholung dieser Experimente durch andere ließ keinen Zweifel darüber, daß Macaire bei Anstellung derselben nicht mit der nöthigen Umsicht zu Werke gegangen war. Es zeigte Braconnot (Ann. d. Chim. et d. Phys. Tom. 72. p. 32), daß zwar bei ausgegrabenen Wurzeln von Lactuca theils in Folge von Verwundung, theils in Folge von Reizung Milchsaft ausfließt und ins Wasser übergeht, daß aber in der Erde, in welcher Nerium, Euphorbia, Asclepias, Papaver zum Theil eine Reihe von Jahren hindurch gewachsen waren, solche ausgeschiedene Stoffe durchaus fehlen, und daß nur Spuren von organischer Substanz, welche weder bitter noch scharf war und welche er von der Fäulniß von Würzelchen ableitete, sich in derselben fanden. Die Versuche von Walser (Unterf. üb. d. Wurzelausscheidungen. Differt. Tüb. 1838.) ergaben ebenfalls ein durchaus negatives Resultat, eben so die Versuche von Bousfingault (Annal. d. Chim. et Phys. 1841. T. I. 217.) Daß ferner aufgenommene schädliche Salze von den unverletzten Wurzeln nicht ausgeschieden, sondern nur aus verletzten Wurzeln durch das Wasser ausgezogen werden, zeigten die von Unger (Ueb. d. Vegetat. v. Kitzbühel. 149) und Meyen (Physiolog. II. 530) an Lemna angestellten Versuche, und Braconnot wies nach, daß sich Macaire in seinen Versuchen, welche die Ausscheidung eines aufgenommenen Bleisalzes nachweisen sollten, auf eine grobe Weise getäuscht hat indem er übersah, daß die

Digitized by Google

bündelweise zusammenliegenden Wurzeln durch Capillarattraction die Bleisalzlösung in das Gefäß mit Wasser, in welches ein anderer Theil der Wurzeln derselben Pflanze eintauchte, überführten.

Unter diesen Umständen müssen wir die Ausscheidung einer excrementitiellen Flüssigkeit durch die Wurzeln als unerwiesen betrachten. Damit ist freilich noch nicht bewiesen, daß der Wurzel überhaupt keine Ausscheidung zukomme. Auf den von Schleiden angeführten Grund, daß der Endosmose der Wurzeln auch eine Exosmose entsprechen müsse, lege ich kein Gewicht, denn aus einer hinsichtlich der bei ihr thätigen Kräfte so wenig bekannten Erscheinung, wie die Wurzeleinsaugung ist, die Existenz einer zweiten Erscheinung abzuleiten, ist zu gewagt. Vielleicht sprechen einige andere Umstände dafür. Manche Erfahrungen zeigen, daß die Wurzeln lebender Pflanzen auf organische Substanzen, mit welchen sie in Berührung stehen, einen chemischen Einfluß ausüben. Trinchinetti (sull. fac. assorb. d. radici. 57) bemerkte, daß eine Abkochung von Dammerde in stinkende Fäulniß überging, wenn sie sich selbst überlassen wurde, daß dieses aber nicht stattfand, wenn die Wurzeln lebender Pflanzen in dieselben eingetaucht waren. In manchen Fällen beobachtet man, daß die Wurzeln auf feste organische Substanzen eine auflösende Wirkung ausüben; so sah Gazzeri dieses bei Klauen; so sah Trinchinetti eine Wurzel von Nepeta cataria mitten durch einen Pfirsichstein durchwachsen, so dringen Wurzeln von Viscum in das Periderma und die Rinde der Bäume ein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Wirkungen durch eine von den Wurzeln ausgeschiedene Substanz veranlaßt sein müssen. Welcher Art diese ist, wissen wir nicht; es hat jedoch Becquerel (Guillemin, archiv de botanique. I. 398) einen Fingerzeig in dieser Beziehung gegeben, indem er fand, daß die Wurzeln eine freie Säure (wahrscheinlicher Weise Essigsäure) oder einen Stoff, welcher sich an der Luft in eine Säure verwandelt, ausscheiden. Es erinnert dieser Umstand daran, daß Flechten, welche auf Kalkstein wachsen, diesen auflösen und ihre Früchte in Grübchen desselben versenken, was nur Folge von der Ausscheidung einer freien Säure sein kann. Ob nun der von den Wurzeln ausgeschiedenen freien Säure, oder ob der Secretion anderer Verbindungen die oben angeführten Wirkungen zugeschrieben werden müssen, ist nicht ermittelt. Diese Ausscheidung einer freien Säure kommt übrigens, den Untersuchungen Becquerel's zu Folge, nicht bloß den Wurzeln, sondern auch den übrigen Theilen der Pflanzen, den Zwiebeln, Knollen, Knospen, Blättern zu. Becquerel bringt dieselbe in Verbindung mit der Ausdünstung von Essigsäure im menschlichen Schweiße; wenn man diese Analogie auch anerkennen und damit diese Ausscheidung für eine wahre Excretion erklären wollte, so wäre damit noch wohl vereinbar, daß dieselbe eine die Zwecke der lebenden Pflanze befördernde Function noch im ausgeschiedenen Zustande versieht.

Anmerk. Es wurde von Moldenhawer (Beiträge z. Anatomie d. Pflanzen. 320) die Ansicht ausgesprochen, daß die organischen von der Pflanze als Nahrungsmittel verwendeten Substanzen vor ihrer Aufsaugung durch eine von den Wurzeln ausgeschiedene Flüssigkeit eine chemische Umwandlung erleiden und zur Assimilation vorbereitet werden. Diese Theorie wurde in neueren Zeiten von Schultz (Die Entdeckung der wahren Pflanzennahrung) wieder aufgenommen. Er glaubte nämlich gefunden zu haben, daß lebende Pflanzen (Wurzeln wie Blätter) die Auflösungen der verschiedensten organischen Stoffe, ehe sie dieselben aufnehmen, unter Sauerstoffausscheidung zersetzen; so werde Dammerdeextract sauer, Milchzucker zersetzt, Rohrzucker in Stärkegummi verwandelt. Er zog hieraus den

Digitized by Google

Schluß, daß die Pflanzen auf die assimilirbaren Verbindungen auf analoge Weise einwirken, wie der Darmcanal der Thiere auf die Speisen. Wie viel Wahres oder Irriges an der Sache ist, müssen erst künftige Untersuchungen eines Chemikers entscheiden.

Während die Einen in der Ausscheidung einer wässerigen Flüssigkeit durch die Wurzeln eine Entleerung von Excrementen erblicken, so schreiben Andere denselben Zweck einer wässerigen Aussonderung durch die Blätter zu. Es hatten schon längst einzelne Beobachtungen darauf hingewiesen, daß, wenn nicht von allen, doch von einem großen Theile der Blätter während der Nacht und des Morgens Wasser in tropfbar flüssiger Gestalt ausgeschieden wird, indem die Wassertropfen, welche sich an den Spitzen und Sägezähnen der Blätter bilden, nicht dem Thaue, sondern einer Secretion ihren Ursprung verdanken. Dieser Gegenstand wurde vorzugsweise von Trinchinetti (Ueber eine noch nicht beschriebene Function der Pflanze, in den Literaturblättern zur Linnaea. XI. 66) verfolgt; es fand derselbe an den Stellen, an welchen die Absonderung erfolgt, kleine Drüschen (die er glandulae periphyllae nannte); die von denselben ausgeschiedene Flüssigkeit enthielt, ungeachtet sie auf den ersten Blick reinem Wasser glich, organische Substanzen und ging in stinkende Fäulniß über. Aehnliche Beobachtungen wurden von Rainer Graf (Flora. 1840. 433) angestellt.

Während diese Abscheidung von Wasser bei den meisten Pflanzen nur in sehr geringer Menge stattfindet, entleeren manche Pflanzen aus der Familie der Aroideen, namentlich Calla aethiopica (Gärtner, Beiblätter zur Flora. 1842. 1), Arum colocasia (Schmidt, in Linnaea VI. 65.), aus ihrer Blattspitze Wasser in größerer Menge, so daß dasselbe tropfenweise abfließt; in höchst auffallendem Grade geschieht dasselbe bei einer als Caladium destillatorium bezeichneten Pflanze (Ann. of natur. hist. sec. ser. I. 188), bei welcher jedes, freilich eine colossale Größe besitzende Blatt in einer Nacht etwa ½ Pinte Wasser liefert. Das Wasser fließt hier (wie auch bei Arum colocasia) aus einer in der Nähe der Blattspitze auf der obern Blattseite befindlichen Oeffnung aus, in welche sich ein längs des Blattrandes verlaufender Canal einmündet, in den sich kleinere Canäle öffnen, die längs der Hauptnerven verlaufen.

Das in allen diesen Fällen ausgeschiedene Wasser enthält nur eine äußerst geringe Menge von organischen Stoffen in Auflösung.

Wahrscheinlich ist hierher auch die Abscheidung von Wasser in den Blattschläuchen von Nepenthes, Saracenia und Cephalotus zu rechnen. Die von Nepenthes abgesonderte Flüssigkeit enthält, nach der Angabe von Völker (Ann. of nat. hist. sec. ser. IV. 128), nur 0,27 — 0,92 Proc. fester Materie, welche aus Citronensäure, Apfelsäure, Chlor, Kali, Natron, Kalk und Bittererde besteht.

In wie weit diese Aussonderung tropfbar flüssigen Wassers nach der Annahme von Trinchinetti den Zweck hat, zur Ausleerung von Stoffen zu dienen, welche, wenn sie in der Pflanze zurückbleiben würden, auf die Gesundheit derselben einen nachtheiligen Einfluß ausüben würden, näher zu bestimmen, fehlt es an jedem Anhaltungspunkte; es erscheint jedoch diese Annahme kaum als eine wahrscheinliche, wenn wir die außerordentlich geringe Menge von organischen Verbindungen, welche auf diesem Wege entleert wird, so wie den Umstand, daß dieselben kein Kennzeichen einer in Zersetzung begriffenen Substanz an sich tragen, ins Auge fassen.

Digitized by Google

Das Gleiche gilt wohl auch in Hinsicht auf das unter Dunstform von den Blättern ausgeschiedene Wasser. Dasselbe enthält ebenfalls, wie die Beobachtungen von Senebier und Treviranus zeigten, eine äußerst geringe Menge von organischer Substanz, ist jedoch der Fäulniß fähig. Versuche, welche von Bonnet, Duhamel und Treviranus (Phys. I. 494) durch Bestreichen der Blätter mit Oel und anderen Substanzen zu dem Zwecke, die Ausdünstung zu hindern, angestellt wurden, zeigten, daß die Blätter absterben. Dieses Resultat kann aber ebensowohl in einem positiv schädlichen Einflusse des Oels, in Abhaltung der Luft, als in Unterdrückung einer Ausleerung von schädlichen Substanzen begründet sein. Daß eine Unterdrückung der Ausdünstung der Blätter durch ungünstige Witterungsverhältnisse Krankheit der Blätter, welche häufig mit Pilzbildung verbunden ist, hervorruft, kann nach vielfachen Erfahrungen nicht bezweifelt werden, allein diese Folge kann ebensowohl in Störung des normalen, mit Ausscheidung einer großen Menge von Wasserdämpfen verbundenen Ernährungsprocesses der Pflanze, als in Zurückhaltung einer organischen Substanz, welche von den Blättern hätte ausgeschieden werden sollen, begründet sein.

f. Wärmeentwickelung.

Mit dem Ernährungsprocesse der Pflanzen hängt die Fähigkeit derselben, Wärme zu erzeugen, zusammen. Daß denselben dieses Vermögen zukommt, läßt sich zwar durch einfache Beobachtungen nachweisen; dieselben erfordern aber große Genauigkeit und gewisse Vorsichtsmaßregeln, wenn man nicht zu falschen Resultaten gelangen soll; es macht nämlich bei Bestimmung der Eigenwärme der Pflanzen nicht nur die meistens sehr geringe Menge von Wärme, welche die Temperatur der Pflanze nur um weniges über die Lufttemperatur zu erhöhen vermag, große Vorsicht bei Anstellung der Versuche nothwendig, sondern es wird durch die starke Ausscheidung von Wasserdämpfen durch die Blätter unter den gewöhnlichen Umständen so viel Wärme gebunden, daß die Temperatur der Pflanze, ungeachtet dieselbe Wärme erzeugt, dennoch unter die Temperatur der umgebenden Luft sinkt. Es ist daher, um zu einem genauen Resultate zu gelangen, nicht bloß nothwendig, sich eines sehr empfindlichen thermometrischen Apparates zu bedienen, sondern auch die Abkühlung durch Verdunstung abzuschneiden.

Daß Samen, wenn sie in größeren Massen zusammengehäuft keimen, einen bedeutenden Wärmegrad entwickeln, ist eine vom Malzen des Getreides her längst bekannte Thatsache, es wurde jedoch fälschlicherweise die Ursache hievon in einem Gährungsprocesse gesucht. Es gebührt Goeppert (Ueber Wärmeentwickelung in der lebenden Pflanze) das Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß sich dieses nicht so verhält, sondern daß die Wärmeentwickelung mit dem Keimungsprocesse zusammenhängt. Samen von sehr verschiedener chemischer Zusammensetzung (von Getreidearten, von Hanf, Klee, Spergula, Brassica u. s. w.), in der Menge von etwa einem Pfunde in Keimung versetzt, erwärmten sich bei einer Lufttemperatur von 7 — 15° auf 12 — 40°.

Daß auch erwachsene Pflanzen, z. B von Hafer, Mais, Cyperus esculentus, Hyoscyamus, Sedum acre u. s. w., in größerer Menge zu-

Digitized by Google

sammengehäuft und mit schlechten Wärmeleitern umgeben, den zwischen dieselben gebrachten Thermometer um 1—3° (Spergula sogar um 10°) über die Lufttemperatur steigen machen, zeigte ebenfalls Goeppert. Es gelang Dutrochet mit Hülfe von Becquerel's thermoelektrischer Nadel auch in der einzelnen, frei stehenden Pflanze eine Wärmeentwickelung nachzuweisen (Ann. d. sc. nat. 1839. II. 77); es mußte jedoch dabei die Verdunstungskälte dadurch abgeschnitten werden, daß die Pflanze in eine mit Wasserdämpfen vollkommen gesättigte Luft gebracht wurde. Es zeigte sich unter diesen Umständen die Temperatur aller vegetirenden Theile, der Wurzeln, der Blätter, der jungen saftigen Zweige (aber nicht die des bereits erhärteten Holzes) um $^1/_{12}$ bis $^1/_3{}^0$ erhöht. Die Wärmeentwickelung zeigte ein tägliches Maximum und Minimum; das letztere trat um Mitternacht ein, das erstere ungefähr um Mittag, jedoch bei verschiedenen Pflanzenarten nicht zur gleichen Stunde, indem die Zeit von 10 Uhr Morgens bis 2 Uhr Mittags wechselte.

Anmerk. Die früheren Versuche, die Temperatur der Pflanzen durch Versenkung von Thermometern in Bohrlöcher von Baumstämmen zu bestimmen, war völlig ungeeignet, um in der Frage, ob die Pflanzen eine eigene Wärme entwickeln, ein entscheidendes Resultat zu geben, da auf die Temperatur der Bäume eine Menge von Umständen, deren Wirkung sich nicht in Rechnung ziehen läßt, von Einfluß sind, nämlich die directe erwärmende Wirkung der Sonnenstrahlen, die abkühlende Wirkung der Ausdünstung, die bald erwärmende, bald abkühlende, durch den aufsteigenden Saft vermittelte Mittheilung der Bodenwärme, welche je nach den verschiedenen Jahreszeiten und nach der verschiedenen Tiefe, in welche die Wurzeln eindringen, einen im einzelnen Falle nicht näher zu bestimmenden Einfluß ausübt. Unter diesen Umständen ist es sehr erklärlich, daß die von verschiedenen Beobachtern angestellten Versuche nicht übereinstimmen. Während Nau fand, daß die mittlere Temperatur der Bäume mit der mittleren Lufttemperatur übereinstimmte, fand Schübler im Sommer die Bäume um 0°,74 bis 1°,27 kälter als die Luft, dagegen im Frühjahre (März, Mai) um 0°,7 bis 1°,38 wärmer. Während bei den von Schübler an ziemlich dicken Bäumen angestellten Versuchen die Temperatur der Bäume niemals die Extreme der Lufttemperatur erreichten, sah Rameaux dünne Bäume in der Sonne sich um 8 bis 13° über die Lufttemperatur erwärmen. Unter diesen Umständen muß die geringe Wärmeentwickelung der einzelnen Pflanze unter den bedeutenden und in den einzelnen Fällen nicht übereinstimmenden Abänderungen der Temperatur, welche Folge von den äußeren Einflüssen sind, spurlos verschwinden.

Eine sehr bedeutende Wärmeentwickelung kommt in den Blüthen der Aroideen vor. Dieselbe ist schon bei unserem Arum maculatum beträchtlich und steigt, nach Dutrochet's Untersuchungen (Compt. rend. 1839. 695), auf 11—12° über die Lufttemperatur. In weit höherem Grade zeigt sich dagegen diese Erscheinung bei Colocasia odora, bei welcher Pflanze sie von Brongniart (Nouv. ann. d. Muséum. III.), Vrolik und Vriese (Ann. d. sc. nat. sec. sér. V. 134), Van Beek und Bergsma (Observ. thermo-electr. s. l'elévation de température d. fleurs d. Colocas. odor. 1838) untersucht wurde. Die letzteren Beobachter fanden als Maximum der Wärme 43° bei 21° Lufttemperatur. Der Sitz der stärksten Wärmeentwickelung änderte sich während der Blüthenzeit; nachdem nämlich die Spatha sich geöffnet hatte, zeigten die Antheren die größte Wärme, dieselben fingen dagegen mit der Entleerung des Pollens zu erkalten an, worauf sich der obere, mit abortirten Staubfäden besetzte Theil des Kolbens erwärmte.

Aehnliche Beobachtungen, welche jedoch mittelst des Thermometers angestellt wurden und somit nicht geeignet waren, eine genaue Bestimmung

Digitized by Google

der von der Blüthe entwickelten Wärme zu geben, wurden an Arum italicum, A. Dracunculus, Caladium viviparum, C. pinnatifidum, Calla aethiopica von Sauſſure, Goeppert, Schultz, Treviranus, Gärtner u. A. angeſtellt.

Die Wärmeentwickelung der Aroideenblüthe zeigt ein tägliches Maximum und Minimum, welches aber auffallender Weiſe verſchiedene Beobachter zu ſehr verſchiedenen Tageszeiten eintreten ſahen; ſo trat z. B. bei Arum maculatum das Maximum Vormittags ein (Dutrochet), während Senebier daſſelbe Abends nach 6 Uhr eintreten ſah; bei Colocasia odora ſah Brongniart das Maximum um 5 Uhr Morgens, Brolik und de Vrieſe, ſo wie van Beck und Bergsma etwa um 3 Uhr Mittags, Haßkarl (Tijdschr. v. natuurl. Gesch. VII. letterkund. Berigt. 26) dagegen auf Java Morgens 6 Uhr eintreten, ſo wie auch Hubert auf Madagascar wahrſcheinlich an derſelben Pflanze die höchſte Erwärmung nach Sonnenaufgang fand.

Bei Blüthen anderer Familien wurde nur in ſehr wenigen Fällen eine Wärmeentwickelung beobachtet. Sauſſure fand mittelſt des Luftthermometers die Blüthen von Kürbiſſen um 0°,5 bis 1°,5 C., die von Bignonia radicans um 0°,5, die von Polyanthes tuberosa um 0°,3, Mulder die von Cactus grandiflorus um 1° — 2° F. wärmer als die Luft.

Daß die Wärmeentwickelung der Blüthen die Folge ihres mit Bildung einer großen Menge von Kohlenſäure verbundenen Reſpirationsproceſſes iſt, kann keinem Zweifel unterliegen. Sauſſure fand, daß eine Blüthe von Arum maculatum vor ihrer Erwärmung oder nach erloſchener Erwärmung in 24 Stunden nur das 5fache ihres eigenen Volumens von Sauerſtoffgas verzehrt, während eine warme Blüthe das 30fache, ihre Spatha das 5fache, der nicht mit Blüthen beſetzte Theil des Spadix das 30fache, der mit Blüthen beſetzte das 132fache Volumen Sauerſtoffgas verzehrte. Brolik und de Vrieſe (Ann. d. sc. nat. sec. sér. XI. 62) fanden die Wärme einer Blüthe von Colocasia odora um 4°,2 bis 4°,6 zunehmen, wenn ſie in Sauerſtoffgas gebracht wurde, während in Kohlenſäure gar keine Entwickelung von Wärme ſtattfand.

Daß auch bei den keimenden Samen, deren Reſpiration ebenfalls mit Verzehrung von Sauerſtoff und Ausbauchung von Kohlenſäure verbunden iſt, die Wärmeentwickelung in Verbindung mit der Bildung von Kohlenſäure ſteht, kann ebenfalls keinem Zweifel unterliegen; ob dagegen dieſe Quelle die ganze frei werdende Wärmemenge liefert, oder ob ein Theil derſelben vom Vegetationsproceſſe der keimenden Samen abhängt, läßt ſich bei der gegenwärtigen Unvollkommenheit unſerer Kenntniſſe von den mit dem Keimungsproceſſe verbundenen chemiſchen Umwandlungen der Subſtanz der Samen nicht beſtimmen.

Bei den vegetativen Organen iſt der Urſprung der Wärme offenbar ein anderer. Zwar wird, wie wir geſehen haben, von allen Organen Sauerſtoff verzehrt und Kohlenſäure gebildet, allein da im Ganzen genommen eine größere Menge von Kohlenſäure in den grüngefärbten Organen zerſetzt, als in allen Theilen zuſammen gebildet wird, ſo muß durch den Reſpirationsproceß der vegetativen Organe mehr Wärme verzehrt als gebildet werden. Dagegen muß mit dem Ernährungsproceſſe Wärmeentwickelung verbunden ſein, indem die Pflanze ihre organiſche Subſtanz, wenn nicht allein, doch größtentheils aus Gaſen und tropfbaren Flüſſigkei-

Digitized by Google

ten bildet. Da nun auch das Wachsthum der Pflanze eine tägliche, ungefähr um Mittag eintretende Steigerung zeigt, so stimmt es hiermit wohl überein, daß auch die Wärmeentwickelung täglich um dieselbe Zeit in verstärktem Maße eintritt.

B. Die Zelle als Fortpflanzungsorgan.

a. Die Vermehrung der Pflanzen durch Theilung.

Die Vermehrung der Pflanzen durch Theilung tritt unter sehr verschiedener Form je nach der niederen oder höheren Organisationsstufe der Pflanzen auf, indem je niederer dieselbe ist, desto mehr die einzelne Zelle die Fähigkeit hat, für sich allein, sei es durch einfache Theilung, sei es durch Bildung einer Knospe, ein neues Gewächs zu erzeugen, während je höher die Organisation der ganzen Pflanze steht, desto mehr die Fähigkeit, ein von der Mutterpflanze unabhängiges Leben zu führen, nicht mehr der einzelnen Zelle, sondern nur kleineren oder größeren Zellencompleren zukommt, welche schon vor ihrer Trennung von der Mutterpflanze sich zu einem Organe von complicirterem Baue ausgebildet haben müssen, wenn sie sich zu einer selbstständigen Pflanze ausbilden sollen.

Eine Vermehrung der Pflanzen durch Theilung jeder einzelnen Zelle ist bei den niedersten Formen der Algen eine sehr gewöhnliche Erscheinung. In den meisten Fällen zerfällt die sich theilende Zelle in zwei, seltener in vier neue Zellen, in welchen alsdann derselbe Vermehrungsproceß sich wiederholen kann. Es ist dieses bei den einzelligen Algen, z. B. bei den Diatomeen, Desmidiaceen u. s. w. ein ganz allgemeiner Vorgang; nach der Theilung trennen sich die neugebildeten Zellen entweder von einander, oder sie bleiben auch in reihenförmiger oder flächenförmiger Anordnung unter einander zu Colonien vereinigt, welche durch eine Schleimmasse mehr oder weniger fest verbunden sind, und so einen Uebergang zu den mehrzelligen Pflanzen bilden.

Der gleiche Vorgang wiederholt sich bei mehrzelligen Algen, z. B. den Oscillatorien; zunächst beruht bei diesen Pflanzen auf dem Theilungsprocesse der Zellen das Wachsthum des einzelnen Individuums, allein bei der außerordentlichen Leichtigkeit, mit welcher diese Pflanzen in einzelne Stücke zerbrechen, oder, wie bei Nostoch, die einzelnen zelligen Fäden durch Auflösung des sie verbindenden Schleimes sich von einander trennen, und bei dem Vermögen der einzelnen Stücke, wieder zu neuen Pflanzen heranzuwachsen, geht sehr leicht aus der Zellentheilung derselben eine Vermehrung der Individuen hervor.

Die Fähigkeit, auf diese Weise durch immerwährende Theilung der Zellen sich zu vermehren, scheint bei vielen niedern Gewächsen, z. B. den Diatomeen, Oscillatorien u. s. w., eine unbegränzte zu sein, wenigstens hat man eine andere Fortpflanzungsweise theils nur selten, theils noch gar nicht bei denselben entdeckt; in andern Fällen dagegen und namentlich bei den Desmidiaceen (vergl. Ralfs, the brit. Desmidieae. 5) findet diese Theilung ihre bestimmte Gränze. Nachdem nämlich eine Reihe von Theilungen stattgefunden hat, so erlischt dieser Proceß und es beginnt die Sporenbildung.

Unter den mit einem vielzelligen Thallus versehenen Pflanzen kommt

Digitized by Google

eine Entwickelung einzelner Zellen oder kleinerer Zellenpartbien zu selbstständigen Pflanzen vorzugsweise bei den Flechten vor, bei welchen sehr häufig die sogenannte rundzellige Schichte bald nur an einzelnen Stellen (in den sogenannten Soredien), bald auf der ganzen Oberfläche des Lagers sich in pulverförmig zerfallende Zellen (Gonidien, Lagerkeime) auflöst, welche auf fremde Körper aufliegen, und wenn sie einen günstigen Standpunkt finden, sich zu neuen Pflanzen entwickeln. Diese Erscheinung ist jedoch als eine mehr oder weniger krankhafte zu betrachten, indem die normale Entwickelung des Lagers durch dieselbe beeinträchtigt, und wenn die Gonidienbildung in hohem Grade vorkommt, vollkommen aufgehoben wird; es tritt auch diese Vermehrung der Flechten desto mehr gegen die durch Sporen zurück, je günstiger der Standort für die normale Ausbildung der Pflanze ist und umgekehrt. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich an den Blättern der Jungermannien, welche häufig mehr oder weniger vollständig in pulverförmige Massen von isolirten Zellen zerfallen; ob jedoch diese einer weiteren Entwickelung zu neuen Pflanzen fähig sind, wurde noch nicht beobachtet. Dagegen findet sich bei vielen laubigen Lebermoosen, namentlich bei Lunularia, Marchantia, Blasia, normal die Bildung von sogenannten Brutknospen. Diese Gebilde entwickeln sich in mannigfach gestalteten hohlen Behältern aus einer gestielten Zelle, die sich in Folge wiederholter Theilung in ein zelliges Knötchen verwandelt, welches sich ablöst, leicht Wurzeln schlägt und zu einer neuen Pflanze auswächst (Vergl. Mirbel, Recherches s. l. Marchantia polymorpha).

Eine weit bedeutendere, vielleicht aber nur eine in Folge der meisterhaften Untersuchungen W. P. Schimper's (Recherch. anatom. et morphol. s. l. mousses) weit bekanntere Rolle als bei den Lebermoosen spielt bei den Laubmoosen die auf Wucherung einzelner Zellen beruhende Vermehrung, indem beinahe jede oberflächlich gelegene Zelle dieser Gewächse fähig ist, durch wiederholte Theilung sich in ein zelliges Knötchen zu verwandeln, welches zu einem beblätterten Stämmchen heranwächst, woraus sich die außerordentliche Verbreitung dieser Pflanzen, selbst solcher Arten, welche in einer bestimmten Gegend niemals Frucht tragen, erklärt. Schimper beobachtete diesen Vorgang an den Würzelchen der Moose, theils unmittelbar, theils nachdem sich dieselben vorher in ein grünes, dem Proembryo ähnliches, aus confervenähnlichen Fäden bestehendes Gebilde verwandelt hatten; er fand, daß dasselbe proembryoartige Gebilde aus den Blattzellen mancher Arten (z. B. Orthotrichum Lyellii) hervorsproßt, bestätigte, was Kützing bereits gesehen hatte, daß sogar die Zellen abgerissener Blätter unter günstigen äußeren Umständen die gleichen Auswüchse bilden. In einzelnen Fällen bilden sich auch zusammengesetzte Organe (die Blätter bei Mnium palustre, M. androgynum, die Antheridien bei Tetraphis pellucida) zu knollenartigen, sich von selbst ablösenden Gebilden aus.

Aus der Thatsache, daß bei den Moosen die Zellen der verschiedenen Theile der Entwickelung zu einer Knospe oder zu einem Knospen erzeugenden confervenähnlichen Proembryonalgebilde fähig sind, geht hervor, daß bei diesen Pflanzen, ungeachtet ihrer bereits ziemlich verwickelten Structur, dennoch die Unterordnung der einzelnen Zelle unter die Zwecke des Ganzen noch eine ziemlich geringe ist, und daß das individuelle Leben noch leicht das Uebergewicht erhält. Ob auch noch bei den höheren Gewächsen die einzelne Zelle fähig ist, auf analoge Weise selbstthätig aufzutreten und

Digitized by Google

durch Entwickelung einer Zellenmasse in ihrem Innern Veranlassung zur Bildung einer Knospe zu geben, oder ob zur Bildung der letzteren gleich von Anfang an ein ganzer Complex von Zellen zusammenwirken muß, können wir so lange nicht entscheiden, als wir die normale Entwickelung von Knospen noch nicht auf ihren ersten Anfang zurück verfolgt haben. Wenn es aber auch der Fall sein sollte, daß die Bildung einer Knospe ursprünglich von einer einzigen Zelle ausgeht, so ist doch bei den höhern Pflanzen eine solche nicht fähig, eine Knospe zu bilden, wenn sie von der übrigen Pflanze abgetrennt wird, ehe sie ein neues Individuum erzeugt hat und dieses auf Kosten der Nahrung, welche andere Zellen erzeugt haben, bereits zu einer gewissen Ausbildung herangewachsen ist. Es sind deßhalb bei allen höher organisirten Pflanzen nur größere, aus vielen Zellen bestehende und eine gewisse Menge von assimilirter Nahrung enthaltende Organe fähig, die Grundlage zu einer neuen Pflanze abzugeben.

Es ist oben die Ansicht erläutert worden, daß eine verästelte Pflanze aus ebenso vielen Individuen bestehe, als sie Verästelungen besitzt. Strenge genommen ist dieses nicht ganz richtig, denn zu einer vollständigen Pflanze gehört nicht nur eine aufsteigende, mit Blättern besetzte Achse, sondern auch eine absteigende Achse, eine Wurzel. Bei vielen Pflanzen (bei allen beblätterten Kryptogamen, bei den Monocotylen) ist schon die primäre Achse unvollständig, indem bloß der aufsteigende Theil derselben vorhanden ist, die absteigende primäre Achse dagegen fehlt und durch secundäre Achsen, welche aus den Seitenflächen des Stammes hervorgesproßt sind, ersetzt wird. Die gleiche Unvollständigkeit wiederholt sich bei jedem Aste; es besteht derselbe bloß aus einer aufsteigenden Achse, entspricht daher nur einer halben Pflanze, so wie jeder Wurzelast auch wieder die entgegengesetzte Hälfte einer ganzen Pflanze repräsentirt.

Da nun aber sehr allgemein die einzelnen Theile einer Pflanze das Vermögen besitzen, die ihnen zu einer vollständigen Pflanze fehlenden Theile zu erzeugen, wenn, bis dieses erreicht ist und sie ihre Nahrung selbstständig bereiten können, entweder in ihrem Innern ein hinreichender Vorrath von Nahrung aufgespeichert ist, oder ihnen noch von der Mutterpflanze die nöthige Nahrung zugeführt wird, so unterliegt es im Ganzen genommen geringen Schwierigkeiten, aus einem einzelnen Theile einer Pflanze ein neues, mit allen nothwendigen Organen versehenes Gewächs zu erziehen. Am leichtesten gelingt dieses mit einer aufsteigenden Achse, indem diese im Ganzen genommen leicht Wurzelzasern aus ihren Seitenflächen entwickelt und dadurch in den Stand gesetzt wird, sich selbstständig zu ernähren. Schwieriger ist es, aus einer abgetrennten absteigenden Achse eine neue Pflanze zu erziehen, indem eine solche Wurzel genöthigt ist, eine Blattknospe zu bilden, welche zum künftigen Stamme heranzuwachsen hat; eine Neubildung, welche im Allgemeinen weit schwieriger erfolgt, als die Bildung von Seitenwurzeln aus einer aufsteigenden Achse. Endlich kann sogar ein abgetrenntes Blatt Veranlassung zur Bildung einer neuen Pflanze geben; in diesem Falle muß dasselbe ebensowohl eine Wurzel als eine Blattknospe bilden, wozu aber im Allgemeinen die Blätter nur eine sehr geringe Neigung haben.

Die Leichtigkeit, mit welcher sowohl absteigende, als aufsteigende Achsen an Stellen, an welchen sie im natürlichen Verlaufe der Vegetation nicht zum Vorscheine kommen, gebildet werden, ist bei verschiedenen Pflanzen eine außerordentlich verschiedene, ohne daß wir im Stande wären, in der

Digitized by Google

Organisation der einzelnen Pflanzenart den Grund für diese Verschiedenheit zu finden; es erfolgt diese Entwickelung bei manchen Pflanzenarten, z. B. die Entwickelung von Wurzeln bei den Cacteen, Weiden u. s. w., so leicht, daß man mit der größten Sicherheit auf dieselbe rechnen kann, während bei andern die Entwickelung des fehlenden Organes, z. B. die Entwickelung von Wurzeln und noch mehr die von Blattknospen bei Pinus, höchst selten oder nie eintritt. Im Allgemeinen erfolgt die Bildung der besprochenen Organe desto leichter, je reicher der abgetrennte Theil an parenchymatosen Zellgewebe ist und je mehr assimilirte Nahrungsstoffe in demselben niedergelegt sind, auf deren Kosten er sich so lange erhalten kann, bis das ihm zur vollständigen Pflanze abgehende Organ gebildet ist; allein diese Regel gilt nur für die extremen Fälle, während man bei den meisten den Grund, aus welchem sie für die Bildung leicht oder gar nicht geneigt sind, nicht anzugeben vermag.

Bei sehr vielen Pflanzen erfolgt die Bildung von Knospen, welche zu eigenen Pflanzen heranwachsen, regelmäßig ohne äußere Veranlassung. Es lösen sich dieselben häufig in einem ziemlich rudimentären Zustande von selbst von der Mutterpflanze ab und wachsen dann sogleich zu einer selbstständigen Pflanze aus, in andern Fällen erfolgt diese Trennung erst, wenn die Mutterpflanze abstirbt und vermodert, während einzelne Verzweigungen derselben am Leben bleiben.

Schon bei den mit einem Thallus versehenen Pflanzen kommt die Bildung von solchen Sprossen vor, welche nicht die Gestalt gewöhnlicher Aeste haben, sondern in welchen sich die Bildung der Mutterpflanze wiederholt. So sprossen nicht selten bei den Algen sowohl aus der Frons, als aus der scheibenförmigen Basis derselben oder aus stolonenartigen Verlängerungen neue Pflanzen hervor. Bei den Lebermoosen und Moosen ist es ein sehr gewöhnliches Verhältniß, daß einzelne Aeste, die sogenannten Innovationen, die Form des Hauptstammes wiederholen und wenn dieser vermodert, als Stämme von neuen Pflanzen auftreten. Bei den höheren Pflanzen kommen sehr häufig Verästelungen vor, welche von der Form der gewöhnlichen beblätterten Aeste abweichen, und welche die Bestimmung haben, zur Vermehrung der Gewächse zu dienen. Sie treten bald in verkürzter und verdickter Form (als Zwiebeln und Knollen) auf, in welchem Falle sie gewöhnlich erst nach ihrer Trennung von der Mutterpflanze eigene Wurzeln entwickeln, oder sie zeigen umgekehrt ein vorherrschendes Längenwachsthum (als oberirdische und unterirdische Ausläufer), in welchem Falle sie schon vor ihrer Trennung von der Mutterpflanze Wurzeln entwickeln und sich selbstständig ernähren. Diese zur Vermehrung bestimmten Aeste sprossen bald an der normalen Stelle aus einer Blattachsel hervor (z. B. die Bulbillen von Lilium tigrinum), bald entstehen sie aus abnormer Umwandlung von Blüthenknospen (die Bulbillen in dem Blüthenstande vieler Allium, die Knollen von Polygonum viviparum), bald brechen sie als sogenannte Adventivknospen aus Stellen hervor, welche normal keine Knospen tragen. Das letztere findet an den Wurzeln einer Masse von Holzgewächsen (z. B. bei Pappeln, Sauerkirschen, Pflaumen), so wie an den Blättern mancher Pflanzen (z. B. Aspidium bulbiferum, Malaxis paludosa, Bryophyllum calicinum) statt.

Sehr häufig giebt Verstümmelung einer Pflanze Veranlassung zur Bildung von Sprossen. Die Bildung von Wurzeln erfolgt im Allgemeinen leicht, wenn der absteigende Saft in seinem Laufe nach unten an ir-

Digitized by Google

gend einer Stelle durch Durchschneidung der Rinde aufgehalten wird, besonders wenn zu gleicher Zeit das Licht von der verwundeten Stelle abgeschlossen und dieselbe feucht erhalten wird. In diesem Falle brechen bei den meisten Pflanzen aus dem Wulste, welcher sich am obern Wundrande bildet, Wurzeln hervor. Umgekehrt wird die Pflanze zur Bildung von Blattknospen an ungewöhnlichen Stellen veranlaßt, wenn der ganze beblätterte Theil der Pflanze abgeschnitten wird, indem sich alsdann unterhalb der Rinde sowohl am unteren Theile des Stammes, als an den Wurzeln Blattknospen bilden, welche die Rinde durchbrechen und zu Stämmen auswachsen. Dieses Vermögen kommt im Allgemeinen den Laubhölzern zu, so lange sie noch kein zu großes Alter erreicht haben, fehlt dagegen den meisten Coniferen durchaus. Dieses Vermögen, Blattknospen an den Wurzeln zu bilden, ist bei manchen Pflanzen so groß, daß jedes Wurzelstück benutzt werden kann, um aus ihm eine neue Pflanze zu ziehen, z. B. beim Meerrettig, bei Maclura aurantiaca u. s. w.

Am schwierigsten erfolgt die Bildung von Knospen an den Blättern. Zur Bildung von Wurzeln sind abgeschnittene Blätter, wenn sie in feuchte Erde eingesetzt werden, sehr geneigt; sie bieten, wenn dieses geschehen ist, das eigenthümliche Beispiel einer Pflanze dar, welche die Functionen der Ernährung vollständig versieht, allein durchaus keines Wachsthumes fähig ist. Solche bewurzelte Blätter erreichen zuweilen ein Alter, welches ihre gewöhnliche Lebenszeit um vieles übertrifft; so sah z. B. Knight, daß Blätter von Mentha piperita, welche er Wurzeln hatte treiben lassen, sich über ein Jahr lang frisch erhielten und beinahe das Aussehen von immergrünen Blättern annahmen (Knight, a select. from the physiol. papers. 270). Ein Heranwachsen zu einer neuen Pflanze ist bei einem solchen bewurzelten Blatte nur dann möglich, wenn dasselbe eine Blattknospe entwickelt; dieses geschieht dagegen im Allgemeinen nicht leicht. Es kommen zwar Gewächse vor, auf deren Blättern, wie schon bemerkt wurde, sich regelmäßig Blattknospen entwickeln; auch wurde schon bei einer ziemlichen Anzahl von Pflanzen bemerkt, daß zufälligerweise an einzelnen Blättern, die noch mit der Pflanze in Verbindung standen, sich Knospen gebildet hatten, z. B. bei Drosera, Portulaca, Cardamine pratensis, Glechoma hederacea u. s. w., diese Beispiele sind aber doch im Ganzen genommen selten. An abgeschnittenen Blättern bilden sich Knospen am leichtesten, wenn die Blätter eine fleischige Consistenz besitzen; namentlich beobachtete man ihre Entwickelung an den Zwiebelschuppen von Eucomis regia, Lilium candidum, Hyacinthus, Scilla maritima, an den Blättern von Ornithogalum thyrsoides u. s. w., ferner nicht selten an den Blättern verschiedener Arten von Crassula, Aloë. Weit weniger leicht, als an solchen saftigen Blättern, bilden sich Knospen an lederartigen Blättern, z. B. bei Citrus, Aucuba, Hoya carnosa, Ficus elastica, Theophrasta u. s. w., obgleich dieselben leicht Wurzeln schlagen (Vergl. über einige ungewöhnliche Fälle von Knospenbildung: Münter, Bemerkungen über besondere Eigenthümlichkeiten in der Vermehrungsweise der Pflanzen durch Knospen. Bot. Zeit. 1845. 537 u. flg.).

Ein abgetrennter Theil einer Pflanze hat aber nicht bloß die Fähigkeit, die ihm zur Bildung einer vollständigen Pflanze fehlenden Organe zu erzeugen, sondern er ist auch im Stande, mit einer andern Pflanze zu verwachsen und mit derselben ein gemeinschaftliches Leben zu führen, auf wel-

Digitized by Google

der Fähigkeit die vielfachen Gartenoperationen, welche man unter dem nicht sehr passenden Ausdrucke des Veredelns zusammenfaßt, beruhen. Nothwendige Bedingung dieser Verwachsung ist das Zusammentreffen der jüngsten, saftigsten, noch in ihrer Entwickelung befindlichen Theile beider Pflanzen. Diese Bedingung läßt sich bei dicotylen Pflanzen sehr leicht erfüllen, weil zwischen Rinde und Holz eine Schichte von Elementarorganen, welche in der Entwickelung begriffen sind, das sogenannte Cambium liegt, und es somit keine Schwierigkeit hat, beide Pflanzen so zu vereinigen, daß von beiden Theilen diese Schichte wenigstens an einem Punkte zusammentrifft. Bei den Monocotylen dagegen, bei welchen die Gefäßbündel durch den ganzen Stamm zerstreut liegen und keine bestimmte Cambiumschichte vorhanden ist, sind die Umstände weit ungünstiger. Es ist zwar nach Decandolle's Angabe (Physiol. II. 785) dem Gärtner Baumann in Bollwiler gelungen, Dracaena ferrea auf D. fermanalis zu pfropfen; allein das Pfropfreis ging nach einem Jahre zu Grunde. Einen günstigen Erfolg hatten dagegen die Versuche von Caldrini (Ann. d. sc. nat. 3me sér. VI. 131) über die Pfropfung von Gräsern, indem es ihm gelang, sogar Arten verschiedener Gattungen, z. B. Reis auf Panicum crusgalli mit Erfolg zu pfropfen, ein Erfolg, welcher sich daraus erklärt, daß bei den Gräsern der untere, in den Blattscheiden eingeschlossene Theil der Internodien lange Zeit sehr weich und saftig bleibt. Eine zweite nothwendige Bedingung der Verwachsung ist große Aehnlichkeit beider Pflanzen; es müssen dieselben nicht bloß botanisch nahe verwandt sein, sondern auch eine große Aehnlichkeit in der Mischung ihrer Säfte haben.

Anmerk. 1. Die Möglichkeit, Pflanzen auf einander zu pfropfen, richtet sich im Allgemeinen nach ihrer systematischen Stellung, doch kommen manche Anomalien vor. Während es gewöhnlich ist, daß sich verschiedene Arten einer Gattung auf einander pfropfen lassen und es auch in manchen Fällen bei Arten nahe verwandter Gattungen möglich ist, wie z. B. Birnen auf Quitten, auf Crataegus Oxyacantha, auf Amelanchier vulgaris sich pfropfen lassen, Syringa vulgaris auf Fraxinus excelsior, auf Phillyrea latifolia, Olea europea auf Fraxinus (Decandolle's Physiol. II. 791), Castanea vesca auf Eichen wenigstens anwachsen, so gelingt es umgekehrt auch wieder in manchen Fällen nicht, ungeachtet weit näherer botanischer Verwandtschaft, eine Vereinigung oder wenigstens eine längere Dauer des aufgesetzten Edelreises zu erhalten, z. B. zwischen Castanien und Buchen, Aepfeln und Birnen.

Anmerk. 2. Die Fortpflanzung durch Theilung ist in vielen Fällen vom höchsten praktischen Werthe. Wenn auch da und dort einmal der Fall vorkommt, daß bei einer Pflanze ein einzelner Ast in gewissen kleineren Eigenthümlichkeiten des Wachsthums, der Färbung der Blätter, des Gefülltseins der Blüthen, der Beschaffenheit der Früchte u. s. w. mit den übrigen Aesten desselben Exemplars nicht übereinstimmt, sondern die Eigenschaften einer besonderen Varietät besitzt, so ist dieses doch eine seltene Ausnahme von der Regel. Diese Uebereinstimmung behält ein jeder, von einer Pflanze abgetrennte Theil auch nach seiner Trennung bei, und so bietet die Fortpflanzung durch Theilung das Mittel dar, gewisse Varietäten, welche sich durch Samen gar nicht oder nicht mit Sicherheit fortpflanzen lassen, zu vermehren. Es kommen allerdings Fälle vor, daß bei gepfropften Bäumen die Mischung der Säfte des Wildlings auch einen gewissen Einfluß auf die Beschaffenheit der Frucht des Edelreises hat, allein im Ganzen genommen ist auch dieses eine Ausnahme. (Eine Zusammenstellung hierher gehöriger Beobachtungen gab Gärtner, in Versuchen und Beobachtungen über die Bastardzeugung. 606).

Digitized by Google

b. Fortpflanzung durch Sporen und Samen.

Bei sämmtlichen, sich normal ausbildenden Gewächsen folgt auf die Periode der Vegetation die der Fructification, sei es, daß, wie bei den niedersten Pflanzen, dieselben Zellen, welche in der Jugend der Vegetation vorstanden, in ihrer späteren Lebensperiode Fructificationsorgane werden, sei es, daß besondere Fructificationsorgane zur Entwickelung kommen.

Anmerk. Für die Allgemeingültigkeit dieses Satzes spricht freilich nur die Analogie mit der Mehrzahl der Gewächse, denn es läßt sich beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nicht bestimmen, ob alle Gewächse fructificiren. Von manchen niederen Gewächsen kennen wir noch keine Fructification, sei es, daß einzelne derselben wirklich entbehren, wie dieses z. B. bei den Hefenpflänzchen möglich wäre, sei es, daß wir nicht alle Stadien ihrer Entwickelung kennen. Das letztere ist bei vielen niederen Gewächsen der Fall; die Schwierigkeit ihres Studiums wird noch dadurch vermehrt, daß eine Menge von Formen als eigene Arten, namentlich als Algen, beschrieben wurden, welche nur frühere Entwickelungsstufen und in manchen Fällen in Folge unpassender äußerer Verhältnisse abnorm gebildete Formen anderer, oft in ganz andere Familien gehörender Pflanzen sind.

Das zur Keimung bestimmte Organ läßt sich in seinem ersten Ursprunge immer auf eine einzelne Zelle zurückführen. Enthält diese Zelle bei ihrer Trennung von der Mutterpflanze noch keine Anlage zu einer neuen Pflanze, sondern bloß eine organisationsfähige Flüssigkeit, oder in seltneren Fällen auch einige mit ihrer Membran fest verwachsene Tochterzellen, und wächst dieselbe nach ihrer Trennung von der Mutterpflanze unter Einwirkung äußerer, die Vegetation einleitender, günstiger Verhältnisse durch Ausdehnung ihrer Membran und Erzeugung von Zellen in ihrer Höhlung unmittelbar zu einer neuen Pflanze aus, so nennt man sie Keimkorn, spora. Die Bildung der Sporen erfolgt ohne Befruchtung, und die Pflanzen, welche sich durch Sporen fortpflanzen, werden Kryptogamen oder Exembryonaten genannt.

Bildet dagegen die Fortpflanzungszelle (als Embryosack) einen Theil eines zusammengesetzten Organes (des Eichens, ovulum) und bildet sich in ihrer Höhlung in Folge einer vorausgegangen Befruchtung die Anlage zu einer vollständigen, mit Stamm und Wurzel versehenen Pflanze (der Keim, Embryo), und löst sich dieser mit den ihn umhüllenden, aus der weiteren Ausbildung des Eies hervorgegangenen Theilen von der Mutterpflanze los, so werden die letzteren mit dem Embryo zusammen als Samen, semen, und die Pflanzen, welche Samen tragen, als Phanerogamen oder Embryonaten bezeichnet.

Anmerk. Wie weiter unten erhellen wird, sind nicht alle Sporen tragende Pflanzen, geschlechtslos, allein die Befruchtung steht bei ihnen in einem ganz anderen Verhältnisse zur Erzeugung einer neuen Pflanze, als bei den Phanerogamen. Bei den letzteren ist die Bildung des Embryo unmittelbar die Folge der Befruchtung; wenn dieselbe nicht erfolgt, so fehlt dem Samen die Keimfähigkeit. Bei den Kryptogamen dagegen, bei welchen eine Befruchtung vorkommt, wird nicht die Zelle, in welcher sich die Spore bildet, oder die Spore selbst befruchtet, sondern diese bildet sich und ist keimfähig, ohne daß ein Befruchtungsact vorausging, allein auf der aus der Spore aufwachsenden Keimpflanze bilden sich in einer früheren oder späteren Periode Befruchtungsorgane, von deren Thätigkeit die Entwickelung der noch unvollkommenen Pflanze zu einem vollständigen Gewächse abhängt.

Digitized by Google

α. Fortpflanzung durch Sporen.

* Fortpflanzung der Thallophyten.

Die Entwickelung der Sporen erfolgt bei den verschiedenen Gruppen der kryptogamischen Gewächse auf eine ziemlich verschiedene Weise. Es ist wohl nicht ohne Interesse, einen kurzen Blick auf die Hauptmodificationen zu werfen.

Bei den Pilzen fällt uns vor allem die Production einer ungeheuren Anzahl von Sporen ins Auge, so daß im Verhältnisse zu der großen Masse, welche die Sporen bilden, und bei den höheren Pilzen im Verhältnisse zu dem großen Sporangium der vegetative Theil dieser Pflanzen, der aus locker verbundenen Fäden bestehende, in den meisten Fällen nicht scharf begränzte Thallus eine unbedeutende Entwickelung zeigt.

Bei den niedersten Pilzformen, den Coniomyceten und Hyphomyceten ist ungeachtet der zahllosen Formverschiedenheiten, unter welchen diese Pflänzchen auftreten, die Bildung der Sporen eine höchst einfache, indem ihre Entstehung auf einem Zerfallen des fructificirenden Theiles des Pilzes in seine einzelnen Zellen oder in Körner, welche aus mehreren enger verwachsenen Zellen bestehen, beruht, weßhalb Léveillé mit Recht sagt, der Pilz bestehe in seiner einfachsten Form in einem einfachen oder zelligen Faden, welcher sich in eine Spore endige. Eine höhere Entwickelung zeigen bereits die Mucorinen, indem sich ihnen z. B. bei Ascophora das Ende der Fäden zu einer blasenförmigen Zelle ausdehnt, in deren Höhlung durch freie Zellbildung sich eine Masse von Sporen bildet. Die gleiche Entstehung der Sporen findet sich auch bei den höheren Pilzformen, bei welchen jedoch die einzelne, die Sporen erzeugende Zelle nicht mehr das gesammte Fructificationsorgan bildet, sondern große Sporangien unter den verschiedensten Formen auftreten, in welchen die Mutterzellen der Sporen zu einer bestimmten Schichte zusammengelegt sind, welche bald innere Höhlungen des Sporangiums auskleidet, wie bei den Gastromyceten, bald kuglige, in die Substanz des Sporangiums eingesenkte Kerne bildet, wie bei den Pyrenomyceten, bald eine an der Oberfläche des Sporangiums frei liegende Membran darstellt, wie bei den Discomyceten und Hymenomyceten. Bei den höheren Pilzen ist die Anzahl der Sporen, welche sich in einer Mutterzelle bilden, eine bestimmte, und es tritt uns gleich hier dasselbe Zahlenverhältniß entgegen, welches sich bei der Bildung der Sporen bei den Kryptogamen und bei der Bildung der Pollenkörner bei den Phanerogamen durch das ganze Pflanzenreich hindurch gleich bleibt, und nach welchem in einer Mutterzelle sich gewöhnlich vier Sporen oder Pollenkörner, seltener acht oder sechzehn bilden, während auf der andern Seite die Zahl auch auf zwei oder eins herabsinken kann. Bei den Pilzen bilden sich in der Mehrzahl der Fälle (bei den Hymenomyceten) je vier Sporen, zuweilen auch nur zwei oder eine in einer Zelle; in einigen Abtheilungen, bei den Tuberaceen und Discomyceten steigt die Zahl auf acht. (Vergl. Léveillé, Rech. sur l'Hymenium d. Champign. Ann. d. sc. nat. sec. sér. VIII. 321. Corda, Icones fungorum.)

In Hinsicht auf die Form der Mutterzellen kommen zwei Modifica-

Digitized by Google

tionen vor. Bei den Pyrenomyceten, Discomyceten, Tuberaceen stellen sie längliche Schläuche (asci) dar, in deren Höhlung sich die Sporen, nach vorausgegangener Kernbildung durch freie Zellbildung entwickeln, worauf sich dann häufig (z. B. Peziza) jede Spore durch eine Scheidewand in zwei, zuweilen auch in mehr Zellen theilt. Bei den Lycoperdaceen und Hymenomyceten dagegen wachsen aus jeder Mutterzelle vier (in selteneren Fällen nur zwei oder eine) Ausstülpungen hervor, von denen jede die Bildungsstätte einer Spore wird. Diese Mutterzellen nannte man Basidien.

Bei der geringen Größe der meisten Pilzsporen ist es nicht entschieden, ob bei allen die Zellmembran der Spore auf ihrer äußeren Fläche eine besondere Schichte (eine Art von Cuticula) absondert. Bei einer großen Zahl derselben läßt sich diese äußere Haut leicht erkennen; dieselbe ist häufig, wie die äußere Haut der Pollenkörner, mit netzartig verbundenen Leisten, mit Stachelchen u. s. w. bedeckt. Bei der Keimung dehnt sich die Sporenhaut in einen Faden aus, welcher bei den kleinen, schimmelartigen Pilzen für sich zu einer vollständigen Pflanze heranwachsen kann. Ob diese Erzeugung eines neuen Pilzes aus einer einzigen Spore auch bei den höheren Pilzen vorkommt, oder ob nicht immer die Fäden, welche aus vielen, nebeneinander keimenden Sporen hervorwachsen, zu einem gemeinschaftlichen Gewebe zusammentreten müssen, darüber hat die Beobachtung noch nicht entschieden. Das letztere ist jedenfalls ein gewöhnlicher Vorgang (Vergl. Ehrenberg, De mycetogenesi, nov. act. natur. curios. X. Pars. 1. p. 161).

Bei den Flechten wiederholt sich die Fructification mancher Pilze (der Pezizen und Sphäriaceen) aufs vollständigste. Es bildet sich im Innern des Thallus ein gelatinöser Kern von gestreckten Zellen, welche gegen den Mittelpunkt zu convergiren und in eine reichliche Intercellularsubstanz eingesenkt sind. Ein Theil dieser Zellen stellt weite Schläuche dar und erzeugt die Sporen. Bei den nacktfrüchtigen Flechten öffnet sich das Lager über dem Kerne, und dieser breitet sich in eine mehr oder weniger flache Scheibe (die Schlauchschichte) aus; bei den bedecktfrüchtigen bleibt er im Lager verschlossen. In den Mutterzellen bilden sich durch freie Zellbildung je acht Sporen, welche in sehr vielen Fällen zwei oder vier oder auch eine größere Anzahl von secundären Zellen in ihrer Höhlung bilden. Ueber die Keimung dieser Sporen hat man sehr wenige Beobachtungen. Nach Holle (Zur Entwickelungsgeschichte von Borrera ciliaris. Diss. 1848. Goett.) brechen die fadenförmig sich verlängernden secundären Zellen durch die primäre Sporenzelle durch und bilden sich außerhalb der Spore in Zellen um; nach der Angabe von Meyer (Nebenstunden mein. Beschäftigung. 175) reißt dagegen die äußere Membran der Sporen nicht ein und es verwachsen, wenn viele Sporen nebeneinander keimen, die Fäden, zu welchen sie auswachsen, unter einander und tragen gemeinschaftlich zur Bildung einer neuen Pflanze bei.

Nach den Beobachtungen von Tulasne (l'Institut nro. 849) wächst die innere Sporenhaut sowohl der einfachen als zusammengesetzten Sporen zu einem oder mehreren Fäden aus, welche sich bald verästeln und Scheidewände erhalten und deren kurze und untereinander sich verfilzende Aeste kleine Kissen bilden, auf welchen kleine ungefärbte Zellen sich anhäufen und in welchen die grünen Zellen, welche die Anlage zur Rindenschichte der neuen Pflanze bilden, auftreten.

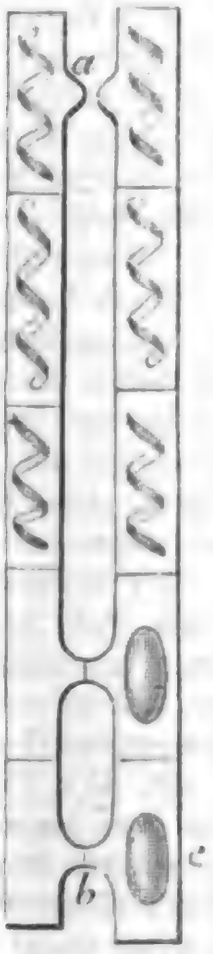
Eine weit größere Complication der Erscheinungen tritt uns entgegen,

Digitized by Google

wenn wir einen Blick auf die Sporen der Algen werfen, wenn gleich auch hier noch kein Zusammenwirken zweier Geschlechter vorkommt. Es könnte dieser letztere zwar bei einer Reihe von Algen, bei welchen eine sogenannte Copulation vorkommt, zweifelhaft erscheinen, allein eine nähere Betrachtung dieses Vorgangs läßt doch keine Analogie mit einer geschlechtlichen Zeugung erkennen. Es tritt diese Copulation am deutlichsten bei den sogenannten Conjugaten (den Gattungen Zygnema (Fig. 59), Tyndaridea, Mougeotia, Staurocarpus u. s. w auf, bei welchen sie bereits von Vaucher beobachtet wurde. Die Fäden dieser Conferven legen sich parallel neben einander oder biegen sich zickzackförmig nach einander hin, und schicken aus den Wandungen ihrer Zellen gegen die zunächst gelegene Zelle des Nachbarfadens einen stumpfen Ast (*a*) aus, welcher mit dem ihm entgegenwachsenden Aste der andern Zelle verwächst, worauf die Scheidewand in dem Verbindungsast (*b*) resorbirt wird und der feste Theil des Inhaltes beider Zellen sich entweder in der Höhlung der einen Zelle oder im Verbindungsaste zu einer Masse zusammenballt, welche sich mit einer Cellulosemembran umkleidet und auf diese Weise in eine Spore (*c*) umwandelt. Dafür, daß dieser Vorgang nicht als ein Befruchtungsproceß gedeutet werden dürfe, sprechen folgende Umstände. Der Inhalt der beiden sich vereinigenden Zellen ist völlig gleich, von den Zellen des einen Fadens nehmen ohne eine bestimmte Regel bald alle den Inhalt der Zellen des andern Fadens auf, bald geschieht dieses nur von einem Theile der Zellen, während sich die andern in die des zweitens Fadens entleeren, auch bilden sich zuweilen Sporen in nicht copulirten Zellen.

Fig. 59.

Zwei in der Copulation begriffene Fäden von Zygnema — *a*. Anfangende Bildung d Verbindungsastes. — *b*. Verbindungsast. — *c*. Spore.



Die Copulation wurde später auch bei manchen einzelligen Algen entdeckt, namentlich von Morren bei Closterium (Ann. d. sc. nat. sec. sér. V. 257), von Ralfs bei den Desmidiaceen, von Thwaites (Ann. of nat. hist. XX. 9. 343) bei den Diatomeen. So auffallend schon der ganze Vorgang der Copulation ist, so räthselhaft ist in manchen Beziehungen sein Product. Bei der Copulation einzelliger Algen werden gewöhnlich zwei neue Individuen gebildet, es ist also keine Vermehrung mit dieser Fortpflanzung verbunden, häufig wird nur ein neues Individuum gebildet, und damit die sonderbare Erscheinung von einer Fortpflanzung gegeben, welche eine Verminderung der Individuen zur Folge hat, indem die sich copulirenden Individuen zu Grunde gehen. Bei den Diatomeen sind ferner die durch die Copulation erzeugten Individuen weit größer, als die Eltern. Bei der Mehrzahl der sich copulirenden Algen, namentlich bei den Desmidiaceen und Zygnemen hat man die Spore, welche aus der Vereinigung des Inhalts zweier Zellen hervorging, noch nicht keimen gesehen, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß dieselbe nicht als eine Spore, sondern als Sporangium, d. h. als eine Zelle, deren Inhalt sich zu vielen Keimkörnern ausbildet, zu betrachten ist. Vergl. Agardh, Ann. d. sc. nat. sec. sér. VI.

Digitized by Google

197. Hassall, brit. fresh water algae. 24. Ralfs, Desmidieae. 10).

Bei der großen Mehrzahl der Algen bilden sich die Sporen nicht in Folge einer Copulation, sondern in einzelnen Zellen, sei es, wie bei den niederen Formen in den Vegetationszellen am Ende ihrer Lebensperiode, sei es in besonderen Fructificationszellen.

Bei den Sporen einer sehr großen Zahl von Algen fällt theils noch vor ihrem Austreten aus der Mutterzelle, hauptsächlich aber in der ersten Zeit, nachdem sie dieselbe verlassen haben, eine oft sehr rasche Bewegung ins Auge. Diese Bewegungen wurden nicht selten für thierische, willkürliche Bewegungen gehalten und gaben zu den fabelhaftesten Vorstellungen von Umwandlungen von Thieren in Pflanzen Veranlassung. Wir verdanken die ersten ausgedehnten und genauen Beobachtungen über diese beweglichen Sporen dem jüngeren Agardh (Ann. d. sc. nat. sec. sér. VI. 193), welcher dieselben Zoosporen nannte. Nach seinen Untersuchungen kommen dieselben bei den Nostochinen, Oscillatorien, Conferven, Conjugaten, Ectocarpeen, Ulvaceen und Siphoneen vor. Ihre Entwickelungsgeschichte ist nach ihm folgende. Das Chlorophyll, welches in den jugendlichen Zellen dieser Gewächse eine homogene Masse gebildet hatte, formt sich bei weiterer Ausbildung der Zellen in Kügelchen um, welche gegen das Lebensende der Zellen eine sphärische Gestalt annehmen, sich von der Wandung der Zelle ablösen und in der Mitte derselben zu einem kugligen Klumpen zusammenballen. In dieser Masse beginnt nun ein Gewimmel sichtbar zu werden, die Körnchen lösen sich einzeln los und schwimmen im Raume der Zelle hin und her. Später bildet sich an der Zellwandung eine warzenförmige Ausbuchtung, welche an der Spitze einreißt und aus deren Oeffnung sich die Sporen hinausdrängen und in dem die Zelle umgebenden Wasser umherschwimmen. Dieselben ziehen sich allmählig gegen die dunkelsten Stellen ihrer Umgebung hin, setzen sich an irgend einen Körper fest und beginnen unter Ausdehnung ihrer Membran zu keimen. Agardh bemerkte an diesen Sporen an dem einen Ende einen helleren Fortsatz (Schnabel), welcher bei der Bewegung immer vorausging. Das eigentliche Organ, von welchem die Bewegung ausgeht, besteht jedoch nicht in diesem Schnabel selbst, welcher an und für sich bewegungslos ist, sondern es finden sich, wie Thuret (Ann. d. sc. nat. sec. sér. XIX. 266) zuerst zeigte, an dem heller gefärbten Ende der Spore kürzere oder längere, in rascher Bewegung befindliche Cilien, in deren Schwingungen die Bewegung der ganzen Spore begründet ist. Die Zahl dieser Cilien ist bei verschiedenen Gattungen verschieden. Thuret fand bei Conferva glomerata (vergl. Tab. I. Fig. 23. 24) und rivularis an jeder Spore zwei, bei Chaetophora elegans vier, bei den Sporen von Prolifera einen Kranz von sehr zahlreichen Cilien (vergl. Tab. I. Fig. 19—22, welche nach Thuret die Spore (19) und ihre ersten Entwickelungsstufen darstellen); später machte er bekannt (Ann. d. sc. nat. 3me sér. III. 274), daß die Sporen von Ectocarpus zwei, die von Ulva und Enteromorpha vier Cilien haben. Diese Beobachtungen erhielten von andern, namentlich von Fresenius (zur Controverse über die Verwandlung von Infusorien in Algen) und von Alex. Braun (angeführt von Siebold in Ann. d. sc. nat. 3me sér. XII. 151) volle Bestätigung. Die Meinung, daß diese Sporen während der Zeit ihrer Bewegung thierisches Leben besitzen, und daß sie erst mit der Keimung zu Pflanzen werden, beruhte jedoch

Digitized by Google

nicht bloß auf einer Verwechselung ihrer Bewegung mit der willkürlichen Bewegung der Thiere, sondern erhielt auch noch dadurch eine scheinbare Bestätigung, daß in sehr vielen Fällen jede dieser Sporen einen rothen Punkt (einen rothen Oeltropfen nach Nägeli) enthält, welcher von Ehrenberg u. A. für ein Auge gehalten wurde.

Schon ehe Thuret seine Beobachtungen über die Bewegungsorgane der Zoosporen bekannt machte, hatte Unger (Die Pflanze im Momente der Thierwerdung) sehr genaue Beobachtungen über die Bildung und Bewegung der sehr großen Sporen von Vaucheria veröffentlicht. Bei Vaucheria bilden sich nicht einzelne Chlorophyllkörner zu kleinen, mit wenigen Cilien versehenen Sporen aus, sondern die ganze Chlorophyllmasse des Endstückes eines Fadens oder kugelförmiger, auf Seitenverzweigungen sitzender Anschwellungen ballt sich, nachdem sie durch eine Scheidewand vom Inhalte des übrigen Fadens abgeschnürt wurde, zu einer gemeinschaftlichen Spore zusammen, welche sich durch einen Riß der Zellmembran hervordrängt und in rasche, vorwärts schreitende und drehende Bewegung setzt. Dieselbe ist ringsum mit einer zahllosen Menge sehr kurzer Cilien überdeckt. Die ganze Bildung der Spore tritt in den ersten Morgenstunden ein, ihr Austritt aus der Mutterzelle findet gewöhnlich um 8 Uhr Morgens statt, und nachdem ihre Bewegung ½ bis höchstens 2 Stunden lang gedauert hat, setzt sie sich fest, es verschwindet ihre mit Cilien besetzte äußere Haut (durch Zersetzung?) sehr rasch und es beginnt die Keimung, indem sich die Sporenhaut zu einem Faden ausdehnt.

Durch diese Beobachtungen wurde zum ersten Male gezeigt, daß auch im Pflanzenreiche Flimmerorgane vorkommen. Bei den Sporen von Vaucheria ist deutlich zu beobachten, daß die Cilien nicht der Zellmembran selbst (der Sporenhaut), sondern einer dieselbe umhüllenden Membran angehören. Wie es sich hiermit bei den Zoosporen verhält, ist bis jetzt noch nicht aufgeklärt, indem eine die ganze Spore umhüllende Membran bis jetzt bei diesem nicht bemerkt wurde. Es ist dieses vielleicht nur in der geringen Größe der Sporen und in der geringen Dicke der umhüllenden Membran begründet, vielleicht findet sich aber der Ueberzug auch nur local im Umkreise des Schnabels, am Insertionspunkte der Cilien. Es versichert freilich Mettenius (Beiträge z. Botanik. I. 34), daß die Cilien mit dem Inhalte der Sporen in Verbindung stehen; nähere Beweise hierfür hat er jedoch nicht beigebracht. Vergleichen wir diese Bewegungen mit den Flimmererscheinungen thierischer Zellen, mit den Bewegungen der Samenfäden der höheren Kryptogamen, so kann es nicht zweifelhaft erscheinen, daß die Bewegungen der Cilien der Grund und nicht die Folge von der Bewegung der Spore sind, wie Nägeli (Einzellige Algen. 22) glaubt; eine Ansicht, gegen welche sich auch v. Siebold bereits ausgesprochen hat. Die Einwirkung giftiger Substanzen, z. B. des Alkohols, Opiums, Jods, hebt die Bewegung augenblicklich auf.

Die Bildung der Zoosporen scheint von einem einzigen Chlorophyllkorne ausgehen zu können, wie auch in andern Fällen, wo nur ein oder wenige Sporen sich in einer Zelle entwickeln (z. B. Draparnaldia, Chaetophora), vielleicht größere Abtheilungen des Chlorophylls zur Bildung einer Spore zusammentreten, oder vielleicht der in einzelne Abtheilungen sich abschnürende Primordialschlauch Veranlassung zur Bildung der Sporen giebt. Die Umwandlung zur Spore selbst ist in ihren einzelnen Vorgängen nicht näher bekannt, muß aber im Wesentlichen in der Bildung einer Cellulosemembran um das Chlorophyllkorn bestehen. Daß bei Vaucheria sich die ganze Chlorophyllmasse einer Zelle mit einer Cellulosemembran umkleidet, wurde schon oben bemerkt. Zwischen diesen beiden Extremen kommen Mittelbildungen vor, so fand Saulier (Ann. d. sc nat. 3. sér.

Digitized by Google

VII. 157), daß bei der mit Vaucheria sehr nahe verwandten Gattung Derbesia die Chlorophyllmasse nicht zu einer Spore zusammentrat und ihre Körner auch nicht isolirt blieben, sondern daß einzelne aus Hunderten von Körnern bestehende Gruppen derselben zu kugelförmigen Massen zusammentraten, sich mit einer Membran umkleideten und im Umkreise eines kurzen Schnabels einen Cilienkranz bildeten. Eine vollkommen analoge Bildung der Sporen, welche nach Thuret (Ann. d. sc. nat. 3. sér. III. 274), ebenfalls einen Kranz von reichlichen Cilien besitzen, beobachtete Unger (Linnaea. 1843. 129) bei Achlya prolifera.

Ob, wie Agardh annahm, die Bewegungsfähigkeit der Sporen der niedern Algen und der Mangel derselben bei den Sporen der höhern Algen (den Ceramieen, Floridеen und Fucaceen) zu einer strengen Sonderung dieser Pflanzen in zwei Abtheilungen berechtigt, scheint sehr zweifelhaft zu sein, denn nach den Untersuchungen von Decaisne und Thuret (Ann. d. sc. nat. 3. sér. III. 10) zeigt nicht nur die Spore der Fucaceen denselben mit kurzen Cilien versehenen Ueberzug, wie die Sporen von Vaucheria, jedoch ohne daß sich dieselbe, sei es wegen ihrer Größe, sei es aus einer andern Ursache bewegt, sondern es kommen auch bei den Fucaceen, in besondern Zellen eingeschlossen, bald auf den gleichen Pflanzen, welche Sporen hervorbringen, bald auf besondern Exemplaren, kleine, bewegliche, mit zwei Cilien versehene Sporen vor. Es haben zwar die genannten Forscher diese Sporen nicht als solche anerkannt, sondern dieselben für Samenfäden erklärt, mit diesen haben sie aber nicht die mindeste Aehnlichkeit, wogegen sie mit den Zoosporen in der Form und der Anwesenheit eines rothen, sogenannten Augenpunktes übereinstimmen. Es ist zwar ein auffallendes Verhältniß, daß eine Pflanze zweierlei Sporen von verschiedener Bildung trägt, allein dasselbe wiederholt sich bei den Ceramieen und Floridеen als allgemeine Regel, indem diese Pflanzen außer den allgemein als Sporen anerkannten und durch ihre Keimung als solche sich ausweisenden Keimkörnern, welche wie die Pollenkörner zu je vier, in einer in vier Kammern sich abtheilenden Mutterzelle entstehen (sogenannten Tetrasporen), noch andere Sporen tragen, die nicht zu vier in einer Mutterzelle entstehen und in größerer oder kleinerer Menge in Fructificationen von der verschiedensten Form (capsula, glomeruli, favella u. s. w.) enthalten sind. Diese zweite Art von Sporen keimt, wie Agardh gezeigt hat, auf gleiche Weise, wie die Tetrasporen, indem ihre Membran sich auf der einen Seite zu wurzelartigen Verlängerungen, auf der andern Seite zu einem Faden ausdehnt, welcher sich in Zellen theilt und zur neuen Pflanze heranwächst.

Ein höchst eigenthümliches Verhältniß beobachteten Decaisne und Thuret bei den Sporen mancher Fucoideen; es hatten nämlich die Sporen mit ihrer Reife und ihrer Ablösung von der Mutterpflanze ihre Ausbildung noch nicht vollendet, sondern es begann nun erst eine Theilung derselben in die eigentlichen, keimfähigen Sporen (bei Fucus serratus und vesiculosus in acht; bei F. nodosus in vier, F. canaliculatus in zwei secundäre Sporen.)

Von den Sporen von Fucus hatte Martius zu finden geglaubt, daß nicht die einzelne Spore zu einem neuen Gewächse heranwachse, sondern daß, wie bei den Pilzen, viele keimende Sporen zu einer gemeinschaftlichen Pflanze sich vereinigen. Durch Agardh, Decaisne und Thuret ist dieses hinreichend widerlegt. Die Sporen der Fucoideen keimen,

Digitized by Google

wie die aller anderen Algen, durch Ausdehnung ihrer innern Haut auf der einen Seite zu wurzelähnlichen Fasern, auf der andern zu einem Faden, der sich in Zellen abtheilt.

** Fortpflanzung der mit Stamm und Blättern versehenen Kryptogamen.

Während sich bei den drei mit einem Thallus versehenen kryptogamischen Familien (mit Ausnahme der weiter unten zur Sprache kommenden Charen) alle Versuche, männliche Organe aufzufinden, desto vergeblicher zeigten, je weiter die Untersuchung dieser Pflanzen fortschritt, so ist es dagegen in den letzten Jahren gelungen, bei den höher organisirten Familien der Kryptogamen, bei welchen eine Trennung der Vegetationsorgane in Stamm und Blatt vorkommt, überzeugende Beweise dafür aufzufinden, daß bei ihnen ein doppeltes Geschlecht vorkommt.

Es war im verflossenen Jahrhunderte, als sich namentlich Hedwig der Erforschung der Kryptogamen widmete, der Gedanke, daß bei allen Kryptogamen zweierlei Geschlechtstheile vorhanden sein müssen, durchaus herrschend; so wurden denn auch, freilich häufig genug ohne jede Spur von Umsicht, auf bloßes Gutdünken hin die allerverschiedensten Theile für männliche Organe erklärt. Dieses brachte das ganze Streben, befruchtende Organe aufzusuchen, in Mißcredit, und es verbreitete sich mehr und mehr die Ansicht, daß alle Kryptogamen der männlichen Organe entbehren und ihre Keimkörner ohne eine vorausgehende Befruchtung entwickeln. Man hatte zwar bei einigen kryptogamischen Familien, namentlich bei den Charen und Moosen, Organe gefunden, welche nach der Zeit, in der sie erscheinen, nach ihrer Stellung u. s. w., in offenbarer Beziehung zu den Früchten stehen; da es aber nicht gelang, einen positiven Einfluß, den sie auf die jungen Sporangien ausübten, aufzufinden, so wurde ihnen die Function als Antheren abgesprochen, wenn gleich zugegeben wurde, daß sie eine gewisse Analogie mit denselben hätten, weßhalb man sie auch mit dem Ausdruck der Antheridien bezeichnete. Es schienen in neuerer Zeit hauptsächlich zwei Umstände die früheren Zweifel, welche man über die Function der Antheridien hatte, zu bestärken. Es ging nämlich aus meinen Untersuchungen hervor, daß die Sporen der höheren Kryptogamen in Beziehung auf ihre Entwickelung und ihren Bau nicht, wie man früher angenommen hatte, eine Aehnlichkeit mit den Samen der Phanerogamen zeigen, sondern daß zwischen ihnen und den Pollenkörnern der Phanerogamen die vollständigste Uebereinstimmung stattfindet. Es mußte diesem zufolge zwar auffallend erscheinen, daß Organe von vollkommen gleicher Bildung bei einem Theile des Pflanzenreichs die Function von Keimkörnern versehen, bei dem andern Theile dagegen das männliche, befruchtende Organ seien; allein so wenig die Bildung eines Pollenkornes von einer Befruchtung abhängig ist, zeigte sich bei der Entwickelung der Sporen irgend ein Umstand, welcher auf die Mitwirkung eines befruchtenden Organes hinwirkt. Noch zweifelhafter mußte die Befruchtungslehre der Kryptogamen werden, als Nägeli die Entdeckung machte, daß bei den Farnen Antheridien, welche denen der Moose in vielfacher Beziehung gleichen, nicht von der erwachsenen Pflanze zu gleicher Zeit mit der Anlage zu den Sporangien gebildet werden, sondern auf dem Keimpflänzchen (dem Proembryo) vorkommen und der erwachsenen Pflanze fehlen.

Unter diesen Umständen konnte es gerechtfertigt erscheinen, wenn Schlei-

Digitized by Google

den das Streben, bei den Kryptogamen befruchtende Organe aufzusuchen, für eine Manie erklärte. Allein zum guten Glücke ließen sich dadurch einige Männer, welche diese Manie hatten, in ihren Forschungen nicht irre machen, und wie es oft geschieht, so zeigte sich auch dieses Mal die Natur so reich, daß zwar nicht, was man suchte, gefunden, dafür aber eine Reihe früher völlig ungeahnter Verhältnisse entdeckt wurde. Die auf diesen Punkt sich beziehenden Untersuchungen sind zwar noch weit entfernt, zu einem Abschlusse gekommen zu sein, da sich im gegenwärtigen Augenblicke nicht mehr als eine vorläufige Notiz über einzelne bereits erhaltene Resultate geben läßt; allein diese noch vereinzelten lassen mit Sicherheit erwarten, daß auf diesem Felde noch eine Reihe der überraschendsten Entdeckungen bevorsteht.

Als Hauptstütze für die Ansicht, daß bei den höheren Kryptogamen ein doppeltes Geschlecht und eine Befruchtung vorkomme, dienten schon seit langer Zeit die Moose. Nicht bloß mußte man bei ihnen schon frühe auf das constante Vorkommen der Antheridien bei der großen Ausbildung derselben aufmerksam werden, sondern es wurde auch bei ihnen durch sichere Erfahrungen früher durch Bruch, in der neueren Zeit durch Schimper (Recherch. s. l. mousses. 55) nachgewiesen, daß Moose, welche auf demselben Stamme Antheridien und die Anlage zu Sporangien haben, immer Früchte tragen; daß dagegen diöcische Moose in solchen Gegenden, in welchen nur weibliche Exemplare wachsen, niemals Frucht ansetzen. Die Art, wie die Antheridien auf die Fruchtansätze einwirken, durch directe Beobachtung zu ermitteln, war zwar Niemand gelungen; jene physiologische Thatsache konnte aber damit nicht entkräftet werden.

Eine zweite Familie, welche auf die Nothwendigkeit einer Befruchtung hinwies, wird durch die Rhizocarpeen gebildet, indem mehrfache Beobachtungen gezeigt hatten, daß die großen und die kleinen Sporen dieser Pflanzen nicht getrennt werden dürfen, wenn die ersteren zu einer neuen Pflanze auswachsen sollen. Es hatte zwar Schleiden auf diese Pflanzen seine Theorie von der Entwickelung des Embryo aus dem Pollenkorne ausgedehnt und dieselben zu den Phanerogamen gestellt; allein damit war nichts gewonnen, denn einentheils erwies sich die ganze Schleiden'sche Befruchtungstheorie als ein Irrlicht, anderntheils bestätigten sich die Schleiden'schen Angaben über die Rhizocarpeen gerade in dem wesentlichsten Punkte, in der Entstehungsweise ihres Embryo, nicht.

Da erschien unerwartet von dem Grafen Leszczyc-Suminski eine Schrift über die Entwickelung der Farne (Zur Entwickelungsgeschichte der Farrnkräuter, 1848), deren Inhalt auf den ersten Blick vollkommen fabelhaft erschien, so sehr widersprach der ganze von ihm geschilderte Vorgang allem, was man von der Organisation und Entwickelung der Pflanzen wußte. Allein ein näheres Studium dieser Schrift, eine Vergleichung der von ihrem Verfasser erhaltenen Resultate mit der Natur zeigte bald, daß, wenn derselbe sich auch in einigen Einzelnheiten getäuscht hatte, seine Darstellung weit entfernt war, ein Phantasiegebilde zu enthalten, sondern daß durch seine Untersuchungen für eine lange Reihe von Entdeckungen Bahn gebrochen war.

Bei allen Familien der beblätterten Kryptogamen (mit Ausnahme der Lycopodiaceae) wurden Antheridien aufgefunden, welche zwar in ihrer äußern Form und in ihrem Baue bei den verschiedenen Familien bedeutende Abweichungen zeigen, allein sämmtlich darin übereinstimmen, daß sich in ihrem Innern sehr zartwandige Zellen entwickeln, welche anfänglich eine

Digitized by Google

mit Jod sich gelb färbende formlose Substanz enthalten, an deren Stelle gegen die Zeit der Antherenreife ein feiner Faden tritt, welcher mehrere spiralförmige Windungen zeigt, an dem einen Ende verdickt ist und am andern Ende sehr fein zuläuft. Diese Fäden zeigen zum Theil schon, so lange sie in den Zellen, in welchen sie sich entwickeln, eingeschlossen sind, besonders aber, wenn sie aus der bei der Reife sich öffnenden Anthere in Wasser ausgetreten sind, eine lebhafte Bewegung, welche je nach der Form der Spirale, in welcher der Faden zusammengerollt ist, Verschiedenheiten zeigt. Ist nämlich der Faden in Form einer Uhrfeder zusammengerollt, so ist die Bewegung mehr eine rotirende; ist der Faden dagegen in Form eines Korkziehers auseinandergezogen, so ist seine Bewegung zu gleicher Zeit eine fortschreitende. Bei diesen Bewegungen geht das dünnere Ende des Fadens beinahe ohne Ausnahme voran. Eine genaue Beobachtung, welche aber in vielen Fällen theils wegen der Schnelligkeit der Bewegung (welche sich übrigens durch giftige Substanzen leicht aufheben läßt), theils wegen der großen Zartheit des ganzen Gebildes sehr schwierig ist, zeigt, daß die Bewegung von äußerst zarten, verhältnißmäßig langen Cilien ausgeht, deren sich gewöhnlich nur zwei am dünnen Ende des Fadens finden und welche nur bei den Farnen in größerer Menge vorzukommen scheinen. Der Faden selbst zeigt keine selbstthätige Bewegung, so wie auch in der ganzen Art der Bewegung sich keine Willkür ausspricht. Nicht mit Unrecht werden diese Fäden mit dem Ausdrucke der Samenfäden bezeichnet.

Anmerk. Die erste Beobachtung über die Bewegung des Inhaltes der Antheridien machte Schmidel (Icones plantarum. 1762. 85) bei Jungermannia pusilla. Die Unvollkommenheit der damaligen Mikroskope scheint ihn aber gehindert zu haben, die Samenfäden selbst zu sehen, und er beobachtete wahrscheinlicherweise nur die Zellen, in welchen die Fäden eingeschlossen waren. Dasselbe scheint bei den von Fr. Nees von Esenbeck (Flora. 1822. I. 34) an den Antheridien von Sphagnum angestellten Beobachtungen der Fall gewesen zu sein. Er hielt die von ihm gesehenen sich bewegenden Körper für kugelförmige Monaden und zweifelte nicht an ihrer thierischen Natur. Die Spiralfäden selbst entdeckte Unger bei den Moosen und Lebermoosen (Ann. d sc. nat. 2. sér. XI. 257); er hielt der damaligen Ansicht über die Spermatozoen gemäß dieselben für Thiere, und legte ihnen den Namen Spirillum bryozoon bei. Seinen Beobachtungen über die Samenfäden hat die spätere Zeit kaum etwas weiteres zugesetzt, als die Thatsache, das am dünnen Ende der Faden sich zwei Cilien befinden, welche Unger übersehen hatte (Decaisne und Thuret in den Ann. d. sc. natur. 3. sér. III. 14.). Tab. I. Fig. 26 — 28. Samenfäden von Sphagnum. Fig. 26. stellt zwei Antherenzellen mit eingeschlossenen Samenfäden, Fig. 27. einen der letzteren von der Seite gesehen (nach Unger) dar. Mir schienen die Fäden die Form zu haben, welche ich in Fig. 28 darstellte.

Der Bau der Moosanthere ist sehr einfach. Sie besteht aus einem einfächerigen Sacke, dessen Wandungen aus einer einfachen Zellenlage bestehen, welche nach Unger auf der äußeren Seite einer großen Zelle abgelagert sind, nach Schimper dagegen auf ihrer äußeren Seite von einer zusammenhängenden, aus Intercellularsubstanz bestehenden Membran umgeben sind. Bei der Reife reißt diese Hülle an der Spitze ein, und es tritt der zu einer schleimigen Flüssigkeit aufgelöste Inhalt hervor.

Einen ganz analogen Bau, wie bei den Laubmoosen, besitzen die Antheren der Lebermoose (Gottsche, Acta acad. nat. curios XX. I. 293), nur besteht die Wandung des Schlauches, wenigstens bei manchen Arten, aus zwei Zellenschichten.

Einen höchst verwickelten Bau besitzen die Antheren von Chara, von welcher Fritzsche (Ueber den Pollen. 6) die genaueste Darstellung gegeben hat. In die kugelförmige, von acht roth gefärbte Körner enthaltenden Zellen umschlossene Höhlung derselben ragt eine flaschenförmig geformte Zelle bis in ihre Mitte hinein, von deren Spitze eine Masse sehr feiner, confervenartiger Fäden auslauft, welche enge gegliedert sind und in jeder Zelle einen Samenfaden entwickeln. Daß diese

Digitized by Google

Fäden eine infusorienartige Bewegung besitzen, wurde schon von Bischoff (Die kryptogam. Gewächse. I. 13) beobachtet, die nähere Form derselben (Tab. I. Fig. 25. nach Thuret) und ihre zwei Cilien, durch welche sie sich genau an die Samenfäden der Moose anschließen, wurde zuerst von Amici (dessen Abhandlung hierüber nicht gedruckt wurde) und von Thuret (Ann. d. sc. natur. 2. sér. XIV. 66) erkannt.

Bei den Farnen waren schon längst die allerverschiedensten Theile, sogar die Spaltöffnungen ihrer Blätter, der Ring ihrer Kapsel u. s. w. ohne alle Kritik für männliche Theile erklärt worden, da machte Nägeli (Zeitschr. für wiss Botanik. I. 168) die unerwartete Entdeckung bekannt, daß sich Antheridien, welche bewegliche Samenfäden enthalten, auf dem Proembryo derselben finden. Das war gegen alle Theorie, erwies sich aber nichts desto weniger, wie die Beobachtungen von Thuret (Ann. d. sc. nat. 3. sér. XI. 5) und Leszczyc-Suminski zeigten, als vollkommen gegründet. Die Antheridien dieser Pflanzen haben in ihrem Baue ziemliche Aehnlichkeit mit denen der Moose; sie bestehen aus einer gestielten Zelle, in deren Höhlung sich eine zweite Zelle bildet, welche mit den kleinen, die Spiralfäden enthaltenden Zellchen gefüllt ist. Das ganze Organ platzt an der Spitze und leert seinen schleimigen, die Samenfäden enthaltenden Inhalt aus. Die letzteren sind bandförmig plattgedrückt und besitzen, nach Leszczyc-Suminski (Tab. I. Fig. 29.), etwa sechs, nach Thuret viele Cilien. Mit der letzteren Angabe stimmt auch Schacht (Linnaea 1849. 758. u. folg.) überein, nach welchem die Wimpern nicht am dicken, die weiteste Windung des Fadens sitzenden Ende, sondern umgekehrt an den engeren Windungen sitzen.

Das gleiche Organ fand Thuret auf dem Proembryo von Equisetum.

Die letzten Kryptogamen, bei welchen Samenfäden aufgefunden wurden, sind die Rhizocarpeen. Es gelang Nägeli (Zeitsch. f wissensch. Bot. III. 199), dieselben bei Pilularia zu finden. Die Pollenkörner (kleine Sporen) verändern sich, nachdem sie aus den Antheren ausgeschieden sind, indem ihre innere Haut die äußere zersprengt, und nachdem sie selbst eingerissen ist, kleine Zellchen entleert, welche mit Schleim und Amylum gefüllt sind. In diesen kleinen Zellen bildet sich später an dem einen Ende ein leerer Raum, in welchem ein Spiralfaden auftritt, welcher sich dreht und mit dem dünnen Ende voran die Zelle verläßt. Die gleichen Erscheinungen sah Mettenius bei Isoëtes (Beitr. z. Bot. I 17).

Auf diese Weise sind mit Ausnahme der Lycopodiaceen bei allen mit Blättern versehenen Kryptogamen die Antheridien und Samenfäden aufgefunden. Ob außer den Charen noch bei anderen in die Abtheilung der Thallophyten gehörigen Pflanzen Samenfäden vorkommen, steht dahin. Es hat zwar Nägeli (Die neuer. Algensysteme. 186. Zeitsch. f. wiss. Bot. III. 224. Bot. Zeit. 1849. 572) angegeben, daß bei den Florideen Antheridien vorkommen, deren wesentlicher Theil in Zellen von $^1/_{900}$''' Größe bestehe, in welchen ein kaum sichtbarer Spiralfaden liege; es mag aber erlaubt sein, bei der Schwierigkeit, welche eine solche geringe Größe des Organs der Beobachtung entgegensetzt, es vorerst noch mit Mettenius im Anstande zu lassen, ob diese Fäden wirkliche Samenfäden sind.

Daß die Antheridien der verschiedenen mit Blättern versehenen Kryptogamen ungeachtet der angegebenen Abweichungen ihres Baues in physiologischer Beziehung übereinstimmende Organe sind, daran ist bei der Gleichförmigkeit der in ihnen enthaltenen Samenfäden kein Zweifel vorhanden. Im höchsten Grade überraschend und auf ganz unerwartete Verschiedenheiten in der Fortpflanzung dieser Gewächse hinweisend, muß jedoch der Umstand erscheinen, daß diese Organe in so verschiedenen Entwickelungsperioden der Pflanze erscheinen. Wir sind von den Phanerogamen her gewöhnt, die Fructificationsorgane als die letzte Stufe der pflanzlichen Entwickelung zu betrachten, indem mit ihrer Bildung jedes weitere Wachsthum der vegetativen Achse abgeschlossen ist und die Reifung der Samen häufig den Tod des elterlichen Organismus nach sich zieht. Das gleiche Verhältniß treffen wir auch bei den Moosen, bei welchen die Antheridien und die Anlage zu den Sporangien sich zu gleicher Zeit entwickeln, der Reife der Antheren die Ausbildung der Frucht folgt. Dagegen ist bei den Farnen das Verhältniß vollkommen umgekehrt. Die Entwickelung der

Digitized by Google

Sporangien folgt dem gewöhnlichen Gesetze, allein erst nachdem die Sporen gekeimt haben, tritt am Keimpflänzchen die Bildung der Antheridien auf, um sich später an der aus dem Proembryo aufwachsenden Pflanze niemals mehr zu wiederholen. Bei den Rhizospermeen endlich entwickeln sich die Zellen, welche die Samenfäden einschließen, erst nachdem die Pollenkörner (kleine Sporen) abgefallen sind; es sind gleichsam diöcische Pflanzen, bei welchen aber nur die weibliche Pflanze zu einem vollständigen Gewächse sich entwickelt, die männliche auf der Stufe eines keimenden Pollenkornes, welches nur die Samenzellen producirt und dann zu Grunde geht, stehen bleibt.

Ehe ich zur Betrachtung der weiblichen Fructificationsorgane dieser Pflanzen übergehe, wird es nöthig sein, von den Sporen und ihrer Keimung zu sprechen.

Ich habe schon oben berührt, daß die Sporen der höheren Kryptogamen in Hinsicht auf ihre Entwickelung und ihren Bau durchaus mit den Pollenkörnern der Phanerogamen übereinstimmen. Es entspricht nicht nur bei einem Theile der kryptogamischen Familien, namentlich bei den Equisetaceen, Farnen und Lycopodiaceen, das Sporangium in morphologischer Beziehung durchaus der Theca einer Anthere (Morphol. Betracht. des Sporangiums d. mit Gefäßen verseh. Kryptogamen, in meinen vermischten Schriften. 94), sondern es ist auch die Entwickelung von je vier Sporen in einer Mutterzelle und der Bau derselben, wie schon oben näher gezeigt wurde, völlig übereinstimmend mit der Entwickelung und dem Bau der Pollenkörner. Eben so, wie sich die letzteren in den Antheren ohne Mitwirkung eines anderen Organes entwickeln, findet dieses auch bei den Sporen statt. Bei einigen Kryptogamen (den Rhizospermeen und einem Theile der Lycopodiaceen) kommt das eigenthümliche Verhältniß vor, daß sich zu gleicher Zeit in verschiedenen kapselähnlichen Behältern auf ganz analoge Weise in Mutterzellen zweierlei Sporen entwickeln, größere und kleinere, welche, abgesehen von ihrer Größe und der derberen Beschaffenheit der äußeren Haut bei den größeren vollkommen den gleichen Bau besitzen. Von diesen versehen jedoch bei den Rhizospermeen nur die größeren die Functionen der eigentlichen Sporen, die kleineren entwickeln, wie oben angeführt wurde, die Zellen, welche Samenfäden enthalten; bei den Lycopodiaceen wachsen dagegen beiderlei Sporen zu Pflanzen aus.

Zur Keimung der Sporen ist eben so wenig, als zu ihrer Entstehung eine von den Antheridien ausgehende Befruchtung nothwendig, wenn dieses nicht vielleicht bei den Charen der Fall ist, bei welchen das Verhältniß der Antheridien zur Entwickelung der Pflanze noch völlig unbekannt ist. Bei der Keimung wächst (Chara ausgenommen) die Spore nicht sogleich zu einem der Mutterpflanze ähnlichen Gewächse aus, sondern sie entwickelt sich zunächst zu einem thallusähnlichen, zelligen, der Gefäßbündel völlig ermangelnden Gebilde, dem sogenannten Proembryo, welcher bei den verschiedenen hierher gehörigen Pflanzen unter sehr verschiedener Form auftritt. Bei den Moosen (Fig 60. f. f. S.) besitzt er die Form von verästelten Conferven, bei den Farnen (Fig. 61. f. f. S.) die Gestalt eines herzförmigen, einem laubigen Lebermooose nicht unähnlichen Blättchens, bei den Equisetaceen einer unregelmäßigen, in viele Lappen getheilten Zellmasse. Bei diesen Pflanzen ist die Entwickelung des Proembryo eine außerordentlich einfache. Die Sporenhaut (Fig. 60 *c. d.*) dehnt sich bei der Keimung aus, zersprengt die äußere Membran der Spore, schickt auf der

Digitized by Google

einen Seite haarförmige, als Wurzeln dienende Verlängerungen aus, und dehnt sich auf der anderen Seite in Form einer cylindrischen Zelle aus,

Fig. 60.

Proembryo von Funaria hygrometrica (nach Schimper) — *a*. Anfang einer Knospe. — *b*. junges Stämmchen. — *c*. erste Entwickelung des Proembryo aus der Spore. — *d*. Etwas weiter vorgeschrittene Entwickelung.

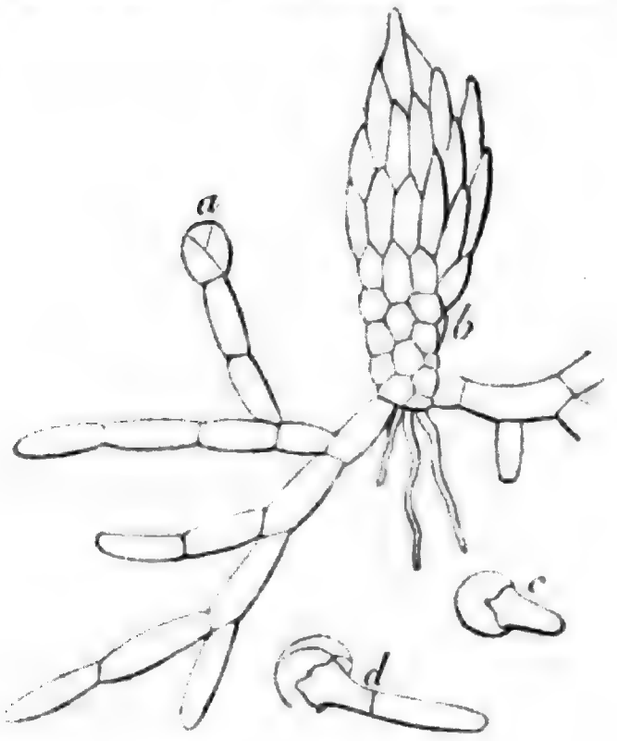
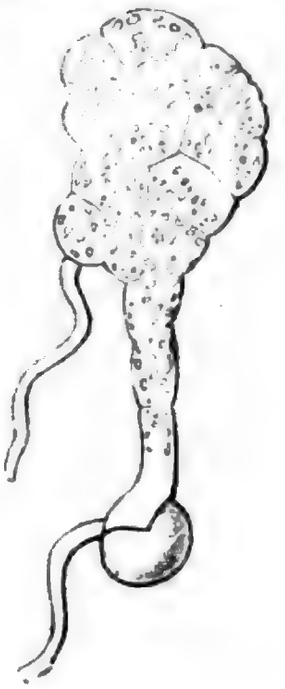


Fig. 61.

Junger Proembryo von Pteris serrulata (nach Leszczyc-Suminski).



welche durch Scheidewände sich in mehrere Zellen theilt, und so durch fortwährendes Wachsthum und durch Zellenvermehrung sich allmälig zum Proembryo ausbildet. Es scheint bei diesen Pflanzen an der Spore keine Stelle zur Erzeugung der genannten Theile voraus bestimmt zu sein, sondern je nach der Lage der Spore jeder Punkt zu der angegebenen Entwickelung fähig zu sein.

Verwickelter wird dagegen die Keimung bei den großen Sporen von Lycopodium, Marsilea, Pilularia, Salvinia und Isoëtes, bei welchen nicht nur die Stelle der Spore, welche vom Aneinanderliegen von je vier Sporen in einer Mutterzelle mehr oder weniger deutlich eine dreiseitige Zuspitzung erhalten hat, der einzige Keimpunkt derselben ist, sondern bei welchen auch der Proembryo sich bis zu einem gewissen Grade im Innern der Spore entwickelt, und als ein bereits parenchymatoses Gebilde, welches bei verschiedenen Gattungen eine verschiedene Form zeigt, durch den Riß der äußeren Sporenhaut hervortritt.

Der Proembryo der Moose hat die Fähigkeit, unmittelbar ein oder mehrere auf seinen verschiedenen Verzweigungen sitzenden Zellen zu Knospen umzubilden, welche zu beblätterten Stämmchen heranwachsen, so daß hier das eigenthümliche Verhältniß eintritt, daß eine Spore zur Entwickelung von einer Mehrzahl von Pflanzen Veranlassung geben kann.

Zu dieser unmittelbaren Entwickelung von Blattknospen ist dagegen der Proembryo der Farne, Rhizospermeen, der Equisetaceen und Lycopodiaceen nicht fähig, sondern er erzeugt aus seinen oberflächlichen Zellschich-

Digitized by Google

ten ein, oder meistens eine Mehrzahl von eigenthümlich gebauten Organen, welche man nach dem Vorgange von Leszczyc-Suminski mit dem Ausdrucke von Eichen bezeichnete, aus welchen Organen, aber erst in Folge einer von den zu gleicher Zeit ihren Inhalt entleerenden Antheridien ausgegangenen Befruchtung, die künftige Pflanze unter der Form einer Knospe hervorwächst; fehlt diese Befruchtung, so bleibt der Proembryo unfruchtbar.

Bei den Farnen und Equisetaceen erzeugt der Proembryo neben den Eiern auch zu gleicher Zeit die Antheridien; bei den Rhizospermeen werden dagegen zum Zwecke der Bildung von Antheridien von der Mutterpflanze, welche die Sporen liefert, zu gleicher Zeit mit diesen auch die kleineren Sporen gebildet, welche, wie oben angeführt wurde, ebenfalls eine Art von Keimung zeigen, deren Product aber nicht ein Proembryo, sondern Antheridienzellen sind. Bei den Lycopodien ist das Verhältniß noch unklar.

Das Eichen besteht aus einer dem Gewebe des Proembryo angehörenden größeren Zelle, welche auf der äußeren Fläche des Proembryo von vier Zellen oder Zellenreihen, welche einen Intercellulargang zwischen sich lassen, der von Außen auf jene Zelle zuführt, überragt wird.

Graf Leszczyc-Suminski, der Entdecker dieser Eichen bei den Farnen, beobachtete das Eindringen von Spiralfäden in den eben bemerkten Canal. Wenn er zu sehen glaubt, daß sich der untere Theil eines Spiralfadens zum Embryo ausbilde, so lag diesem ohne Zweifel eine bei so schwierigen Untersuchungen wohl zu entschuldigende Täuschung zu Grunde, welche der Entdeckung, die wir ihm verdanken, keinen Abbruch zu thun vermag. Daß auch bei den übrigen genannten Pflanzen die Spiralfäden die Träger des Befruchtungsstoffes sind, ist nicht zu bezweifeln, da bei dem Rhizospermeen die Sporen, welche man abgesondert von den kleinen die Spiralfäden producirenden Sporen keimen läßt, wohl einen Proembryo, aber aus den Eiern desselben keine Pflanze zu erzeugen vermögen.

Die Pflanze, welche sich in der unteren Zelle des Eichens entwickelt, steht mit dem Proembryo in organischer Verbindung; sie ist eine auf demselben aufgewachsene Knospe, weßhalb dem aus ihr hervorwachsenden beblätterten Stamme die primäre absteigende Achse fehlt.

Bei den Moosen ist nach den Untersuchungen von Hofmeister das Verhältniß der Antheridien zu der übrigen Pflanze wieder ein anderes. Es war, wie bereits angeführt, längst bekannt, daß bei diesen Pflanzen, wenn keine Antheridien zur Entwickelung kommen, die Anlage zur Frucht unentwickelt bleibt. Es wird dieses durch die Untersuchungen Hofmeister's erläutert; nach diesen hat die Anlage zur Moosfrucht (das sogenannte Archegonium) eine große Aehnlichkeit mit dem Eichen der Farne, indem unterhalb des hohlen sogenannten Griffels eine große Zelle liegt, welche sich durch Theilung in einen zelligen Körper verwandelt, der einentheils abwärts wächst und mit dem Stengel verwächst, anderentheils sich nach oben verlängert und das Sporangium bildet. Während also bei den Farnen u. s. w. die Spore ohne Befruchtung nur den Proembryo bildet und die Befruchtung zur Entwickelung einer Blattknospe nöthig ist, welche zu dem beblätterten, die Sporangien bildenden Stamm auswächst, so bildet bei den Moosen die Spore ohne Befruchtung den Proembryo und den beblätterten Stamm, und es bewirkt die Befruchtung nur die Entwickelung des die Sporen erzeugenden Theiles der Pflanze (vergl.

Digitized by Google

W. Hofmeister, üb. d. Fruchtbildung und Keimung d. höheren Kryptogamen, Bot. Zeit. 1849. 793. Mettenius, Beiträg. z. Botanik. I.).

β. Fortpflanzung durch Samen.

Gehen wir zur Lehre von der Befruchtung und von der Bildung des Embryo bei den Phanerogamen über, so kommen wir auf einen durch die Untersuchungen der letzten Jahrzehnte geebneteren Boden. In keinem anderen Theile unserer Wissenschaft lieferte die sorgsame, mit unermüdlicher Geduld ins einzelne Detail eindringende Untersuchung glänzendere Resultate, allein auch in keinem anderen Theile wurde das Errungene mit solchem Widerstreben aufgenommen, und immer wieder aufs Neue das sicher gewonnene Resultat auf flüchtige Untersuchungen hin in Frage gestellt.

Anmerk. Da eine genauere Auseinandersetzung der historischen Entwickelung der Lehre vom Geschlechte der Pflanzen einen viel zu großen Raum einnehmen würde, so mag die Andeutung der Hauptmomente genügen. Obgleich die Cultur mancher monöcischer und diöcischer Gewächse schon im Alterthume auf den Gedanken, daß die Pflanzen mit zweierlei Geschlechtsorganen versehen seien, hätte führen können, so wurde doch erst gegen das Ende des 17ten Jahrhunderts diese Wahrheit erkannt. Zuerst in England von Grew, Ray u. A. ausgesprochen, erhielt diese Lehre ihre erste wissenschaftliche Begründung durch R. J. Camerarius in Tübingen (De sexu plantarum epistola. 1694.); vorzugsweise war es aber Linné, welcher die neue Lehre durch seine Untersuchungen fester begründete und derselben durch den überwiegenden Einfluß, welchen er in der Botanik ausübte und durch die Verdrängung der früheren Systeme durch sein Sexualsystem allgemeine Verbreitung verschaffte. Als es endlich Kölreuter gelungen war, durch eine lange Reihe von Versuchen die Möglichkeit der Bastarderzeugung im Pflanzenreiche nachzuweisen (Vorläuf. Nachricht einiger d. Geschlecht d. Pflanzen betreffenden Versuche. 1761 — 1766), so war die Lehre von der Sexualität der Pflanzen so fest begründet, als es ohne Kenntniß der Veränderungen, welche das Pollenkorn auf der Narbe erleidet, und der im Eie stattfindenden Vorgänge geschehen konnte. In dieser Beziehung leistete das verflossene Jahrhundert so gut wie nichts. Die trefflichen Untersuchungen Malpighi's wurden, wenn nicht vergessen oder mißverstanden, jedenfalls nicht vervollständigt, über den Bau und die Beschaffenheit des Pollens, über sein Verhalten auf der Narbe wurden vielfach unrichtige Beobachtungen publicirt. Bei dieser unvollständigen Kenntniß der im Innern des Eies stattfindenden Vorgänge konnte man es leicht für möglich halten, daß sich wenigstens in einzelnen Fällen keimfähige Samen ohne Mitwirkung des Pollens ausbilden können, auch wurden eine Menge Beobachtungen bald zu Gunsten solcher Ausnahmsfälle, bald zum Behufe der Widerlegung der ganzen Lehre vom Geschlechte der Pflanzen angeführt, so behaupteten Spallanzani u. A., es hätten weibliche Pflanzen von Hanf, Spinat u. s. w. keimfähige Samen getragen, so glaubte Henschel, der Pollen könne durch Straßenstaub, Kohlenpulver, Schwefel u. s. w. ersetzt werden, so gab Schulz als das Resultat seiner Beobachtungen an, daß der Pollen mit der Narbe nicht in Berührung kommen müsse, sondern aus der Entfernung durch eine aura seminalis befruchten könne, so glaubte Lecoq gefunden zu haben, daß zwar nicht bei polykarpischen Pflanzen, wohl aber bei monokarpischen sich keimfähige Samen ohne Bestäubung der Narbe entwickeln können. Den hierdurch angeregten Zweifeln wurde durch die glänzende Entdeckung Amici's, daß die Pollenkörner auf der Narbe keimen und ihre innere Haut unter der Form einer Röhre durch den Griffel ins Ovarium hinunter wächst und mit dem Eie in Verbindung tritt (1823 — 1830), für immer ein Ende gemacht; eine Entdeckung, welcher schon Gleichen nahe gekommen war, ohne jedoch dieselbe gehörig zu verfolgen. Es wurde zwar auch die Allgemeinheit dieses Vorgangs geläugnet, allein von Tag zu Tag mußte der Widerspruch mehr und mehr verstummen. Parallel mit den Untersuchungen über den Bau des Pollens und über sein Verhalten auf der Narbe ging die Untersuchung des Eichens und der Entstehung des Embryo, welche schon von der letzt erwähnten Zeit von Treviranus wieder aufgenommen, später durch Rob. Brown, Bronguiart, Mirbel, Schleiden, Hofmeister u. A. weiter geführt wurde. Mitten in dieser neuen Entwickelung der Befruch-

Digitized by Google

tungslehre wurde unerwarteter Weise zwar nicht die Sexualität der Pflanzen, aber die Bedeutung ihrer Geschlechter in Frage gestellt, indem Schleiden gefunden zu haben angab, der Embryo sei nicht das Product des Eies, sondern entstehe in der vom Pollenkorn ins Ei hineinwachsenden Röhre, wonach das Pollenkorn als das wahre Ei der Pflanze, das bisher als männlich betrachtete Gewächs als das weibliche zu betrachten wäre und umgekehrt. Hier war es wiederum Amici, welcher durch entscheidende Beobachtungen die aus dieser Theorie hervorgehenden Zweifel löste und die neue Lehre als irrig nachwies, ein Resultat, welches bald durch die Untersuchungen Anderer, namentlich durch die ausgedehnten Beobachtungen Hofmeister's und Tulasne's volle Bestätigung erhielt.

* Der Pollen.

Da schon oben bei der Entwickelungsgeschichte der Zellen von der Entwickelung und dem Baue der Pollenkörner die Rede war, so werde ich mich hier auf wenige Bemerkungen über dieses Organ beschränken.

Das ausgebildete Pollenkorn besteht aus einer meistens rundlichen oder elliptischen (bei Zostera fadenförmig gestreckten) Zelle, welche mit Ausnahme einiger Wasserpflanzen auf ihrer äußeren Seite von einer membranartigen, einer Aussonderung ihre Entstehung verdankenden Schichte überzogen ist, und in einzelnen Fällen in zwei bis drei über einander liegende Schichten zerfällt. Die äußerste, einer Cuticula entsprechende Membran ist meistens ziemlich derb, gleichförmig, oder mit Körnchen, Stachelchen, hervorragenden linienförmigen, oft netzartig verbundenen Leisten besetzt, meistens gefärbt und der Sitz einer mehr oder weniger reichlichen Absonderung eines klebrigen Oeles. Die innere Haut ist eine ungefärbte, gleichförmige, weiche und ausdehnbare Cellulosemembran. Die Höhlung derselben ist mit einer zähflüssigen, an Protoplasma reichen, bald durchsichtigen, bald von vielen in ihr schwimmenden Körnchen trüben Flüssigkeit (der Fovilla) gefüllt. Die äußere Haut bildet bei dem Pollen sehr vieler Pflanzen eine oder mehrere, regelmäßig vertheilte Einfaltungen, in welchen sie sehr häufig an einer oder an mehreren Stellen porenähnliche Verdünnungen zeigt; ebenso finden sich bei sehr vielen, nicht mit Falten versehenen Pollenkörnern ähnliche porenähnliche Stellen, deren Zahl von eins bis zu einer sehr beträchtlichen Menge wechselt, welche, wenn sie größer sind, von einem als Deckel dienenden Theile der äußeren Haut verschlossen sind.

Kommt ein Pollenkorn mit Wasser in Berührung, so saugt es dasselbe vermöge der von seinem dickflüssigen Inhalte angeregten Endosmose mit Gewalt ein, schwillt auf und zerreißt in vielen Fällen in Folge der starken Ausdehnung, welche seine Membran durch das aufgenommene Wasser erfährt. Widersteht das Korn vermöge der Zähigkeit seiner Membran dem Drucke des eingesogenen Wassers, so wird die innere Membran bei solchen Pollenkörnern, welche in der äußeren Membran porenähnliche Stellen haben, in Form einer Warze, die sich oft zu einem ziemlich langen cylindrischen Schlauche ausdehnt, hervorgetrieben (z. B. bei Dipsaceen, Geraniaceen, Cucurbitaceen). Da diese Erscheinung auch an längst getrockneten Pollenkörnern, und zwar sehr rasch eintritt, so kann man sie nur einer mechanischen Ausdehnung, die durch einen besonderen Bau der betreffenden Stellen unterstützt wird, aber nicht einem wirklichen Wachsthume zuschreiben.

Wenn dagegen frische, lebende Pollenkörner mit Wasser, welches organische Substanzen in Auflösung enthält, z. B. mit der Narbenfeuchtig-

Digitized by Google

keit, dem Honigsafte der Blüthen in Berührung kommt, so wächst ihre innere Haut an einer oder an mehreren Stellen in der Form einer Röhre aus, deren Länge in Folge eines wahren, auf Ernährung beruhenden Wachsthumes oft den Durchmesser des Pollenkorns mehrere hundertmal übertreffen kann.

Anmerk. Die Körnchen der Fovilla gaben zu manchen falschen Behauptungen Veranlassung, namentlich war es Ad. Brongniart, welcher zu finden glaubte, daß dieselben bei jeder Pflanzenart in Form und Größe übereinstimmen, und daß sie eine selbstständige Bewegung hätten, weßhalb er dieselben mit den Spermatozoen der Thiere verglich (Ann. d. sc. nat. XII. 40. XV. 381). Auch Rob. Brown (A brief account of microscop. observat. on the particels contained in the pollen of plants. 1828), ob er gleich gerade an den Fovillakörnchen die Molecularbewegung entdeckte, war der Meinung, daß die größeren Körnchen (welche er particels nannte), eine Aenderung ihrer Form erkennen lassen. Gegen diese Angaben mußte ich mich (über d. Pollen. 30) aufs Bestimmmteste aussprechen, indem ich beim Pollen derselben Pflanze weder eine bestimmte Größe und Form der Körnchen finden, noch an ihrer Bewegung irgend einen anderen Charakter, als den der Molecularbewegung entdecken konnte; zu dem gleichen Resultate gelangte Fritzsche (üb. d. Pollen. 24), welcher nachwies, daß gerade diejenigen Körnchen, von welchen durch Brongniart und Brown eine Formveränderung behauptet worden war, nichts anderes als Amylumkörner sind, während andere scheinbare Körner Oeltröpfchen sind; die Mehrzahl der kleineren Körnchen mögen dagegen, wie in jedem Protoplasma, aus Proteinsubstanzen bestehen. Diese Körner sind in manchen frischen Pollenkörnern nicht sichtbar, indem die Flüssigkeit, in der sie schwimmen, dasselbe Lichtbrechungsvermögen, wie die Körnchen, besitzt, weßhalb solche Pollenkörner durchsichtig wie Glaslinsen sind; wird dagegen ihre Fovilla mit Wasser gemischt, so werden die Körnchen sogleich sichtbar.

Im Pollenkorne, wie es aus der Anthere kommt, scheint die Fovilla immer in Ruhe zu sein, wenn nicht Zostera (Fritzsche l. c. 56) hierin eine Ausnahme macht. Dagegen zeigt, wenn das Pollenkorn auf der Narbe gekeimt hat, die Fovilla eine ähnliche Circulation, wie das Protoplasma bei Vallisneria und Chara, indem sie aus dem Pollenkorne in einem breiten Strome in die Pollenröhre abwärts fließt, und auf der entgegengesetzten Seite der letzteren wieder zurückkehrt.

Es wurde diese Erscheinung von Amici zuerst bei Portulaca (Ann. d. sc. nat. II. 68), später noch bei anderen Pflanzen, namentlich beim Kürbis und bei Hibiscus syriacus (Ann. d. sc. nat. XXI. 329) gesehen. Da es scheint, daß diese Erscheinung keinem anderen Beobachter, mit Ausnahme von Schleiden, der die Circulation in Pollenröhren, die sich im Nectar entwickelt hatten, sah, zu wiederholen gelang, so mag es erlaubt sein, anzuführen, wie die Beobachtung zu machen ist. Sie ist bei Portulaca nicht schwierig, wenn man bei warmem Wetter eine frisch bestäubte Narbe einige Minuten lang dem hellen Sonnenscheine aussetzt, alsdann den Griffel aus der Blüthe mit einer Pincette herausnimmt, und die Narbe, auf der sich die Pollenröhren sehr schnell bilden, trocken mit einer wenigstens 200fachen Vergrößerung untersucht. Beim Kürbis (denn an dieser Pflanze, italienisch Zucca, und nicht wie es in allen Schriften heißt, an Yucca, stellte Amici, wie er mir selbst sagte, seine Beobachtungen an), muß man aus einer eine Stunde vorher bestäubten Narbe eine Schichte ausschneiden und diese zwischen zwei Glasplatten einem mäßigen Drucke aussetzen, um ihre Durchsichtigkeit zu erhöhen.

In der Entwickelung eines Fadens aus der inneren Pollenhaut tritt uns eine neue Analogie des Pollenkorns mit der Spore der kryptogamischen Gewächse entgegen, indem wir offenbar einen ähnlichen Keimungsproceß vor uns haben, wie wir ihn an der Spore beobachten. Der weiteren Entwickelung zu einem, der Mutterpflanze ähnlichen Gewächse scheint jedoch das Pollenkorn auch unter den günstigsten äußeren Verhältnissen nicht fähig zu sein, dagegen wurde von Reisseck und Karsten beobachtet, daß unter gewissen Umständen, z. B. wenn Pollenkörner in hohle Stengel, wie von Dahlien, eingeschlossen werden, ihre innere Haut einer abnormen Entwickelung und der Umwandlung in niedere Pilzformen fähig ist.

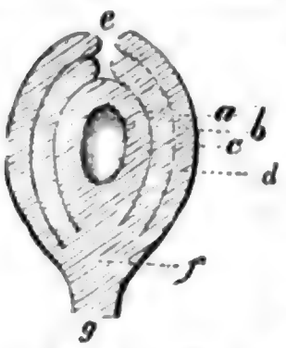
Digitized by Google

** Das Eichen.

Das Eichen Ovulum (in der neueren Zeit von den Anhängern der Schleiden'schen Befruchtungstheorie, Samenknospe, Gemmula, genannt) besteht im Wesentlichen aus einem parenchymatosen, warzenförmigen Auswuchse des Ovariums (aus dem sogenannten Eikerne, nucleus ovuli (Fig. 62. *a.*), der Tercine Mirbel's, in welchem sich gegen die Zeit der Befruchtung eine Zelle stärker als die andere vergrößert, einen größeren oder kleineren Theil des Parenchyms des Kernes verdrängt und den Embryosack (die Quintine Mirbel's) bildet.

Fig. 62.

Durchschnitt eines Eichens — *a.* Eikern. — *b.* Embryosack. — *c.* Innere Eihaut — *d* Aeßere Eihaut — *e.* Mikropyle. — *f* Chalaza — *g.* Nabelstrang.



In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bleibt das Ei auf dieser ersten Stufe, auf welcher daſſelbe bloß aus dem nackten Kerne besteht, nicht stehen, sondern erleidet noch vor der Befruchtung eine größere oder kleinere Reihe von Umwandlungen, welche theils auf der Bildung von umhüllenden Membranen, welche den Kern einschließen, theils auf Formänderungen, welche in Krümmungen der verschiedenen Theile des Eies begründet sind, beruhen.

Die Eihäute entstehen auf diese Weise, daß sich in größerer oder geringerer Entfernung von der Spitze des Eikerns ein ringförmiger Wulst von Zellen erhebt, welcher zu einer dickeren oder dünneren Haut auswächst, welche allmälig am Kerne hinaufwächst und sich über ihm bis auf eine kleine Oeffnung, dem Eimunde, Micropyle (Fig. 62. *e.*), zusammenzieht. Bei der Mehrzahl der Eier bildet sich unterhalb dieser ersten (Fig. 62. *c.*) Eihaut auf die gleiche Weise eine zweite (Fig. 62. *d.*), welche die erste umkleidet. Die Stelle des Eies, an welcher die einfache oder doppelte Eihaut mit der Basis des Kerns zusammenhängt (Fig. 62. *f.*), wird die Chalaza genannt, findet sich unterhalb dieser Stelle noch ein cylindrischer Theil als Träger des Eies, so heißt dieser der Nabelstrang (Fig. 62. *g.*).

Anmerk. Da die Formveränderungen, welche das Ei bei den meisten Pflanzen im Laufe seiner Entwickelung erleidet, keinen Einfluß auf die Befruchtung desſelben haben, so begnüge ich mich mit einer kurzen Andeutung ihrer hauptsächlichsten Modificationen. Wenn die Achse des Eies, wie sie dieses immer ursprünglich ist, gerade bleibt, so daß die Mikropyle an der Spitze des Eies steht, und die Chalaza mit dem Nabel zusammenfällt und beide an dem der Mikropyle entgegengesetzten Ende des Eies liegen, so heißt ein solches Ei geradläufig, ovulum orthotropum s. atropum. Wenn das Ei sich auf der Spitze des Nabelstrangs nach unten zu umwendet, so daß der obere Theil des Nabelstranges parallel mit einer der Seiten des Eies zu liegen kommt, mit welcher er alsdann verwächst, so nennt man das Ei gegenläufig, ovulum anatropum. Bei einem solchen Ei liegt die Chalaza an der geometrischen Spitze des Ganzen, der mit dem Ei verwachsene Nabelstrang bildet einen längs der einen Seite verlaufenden Wulst (die Raphe), der Nabel (der Insertionspunkt des Nabelstranges) liegt neben der Mikropyle am unteren Ende des Eies und die Achse des Eikerns ist gerade. Wenn sich dagegen der Eikern in Folge eines ungleichförmigen Wachsthumes seiner entgegengesetzten Seiten selbst krümmt, so daß die Mikropyle in der Nähe der Chalaza an die Basis des Eies zu liegen kommt, und der höchste Punkt des Eies von der gekrümmten Seitenwandung gebildet wird, so wird das Ei krummläufig, ovulum campylotropum genannt.

Ungeachtet der Bau des Eies nicht sehr schwierig zu untersuchen ist, schritt dennoch die Kenntniß desſelben sehr langsam fort. Es war zwar von Malpighi

Digitized by Google

eine treffliche Grundlage gelegt, allein es war erst Rob. Brown, welcher die weiteren Fortschritte durch seine Beschreibung des Eies von Kingia anbahnte. Den Untersuchungen Brongniart's und Mirbel's, welcher Letztere die Entstehung der verschiedenen Formen des Eies aus dem geradläufigen auf eine klare Weise entwickelte, allein über die Entstehung der Eihäute eine sehr unrichtige Darstellung gab, folgten die Beobachtungen von Fritzsche welcher den letzteren Punkt aufklärte, und die ausgedehnten Untersuchungen Schleiden's, welcher durch eine große Menge genauer Detailuntersuchungen sich um die Kenntniß der verschiedenen Modificationen des Baues, der abweichenden Anzahl der Eihäute, des allgemeinen Vorkommens des Embryosackes, der Entstehung desselben aus einer Zelle u. s. w. große Verdienste erwarb. Weiter, als alle früheren Beobachter, ging Hofmeister (D. Entsteh. d. Embryo der Phanerog.) auf die ersten Entwickelungsstufen des Eichens zurück und fand (bei den Orchideen), daß dasselbe aus einer einzigen Epidermiszelle der Placenta seinen Ursprung nimmt, indem diese Zelle durch eine Querwand sich in zwei über einander liegende Zellen theilt, von welchen sich die obere durch weitere Theilung in die Rindenschichte des Nucleus, die untere in den mittleren Zellenstrang, dessen oberste Zelle zum Embryosacke wird, umbildet.

Nach der gewöhnlichen Ansicht ist das Eichen als eine Knospe zu betrachten, deren Achse sich zum Nabelstrang und Eikerne und deren Blätter sich zu den Eihäuten umwandeln. Gegen diese Ansicht könnte allerdings die Reihenfolge, in welcher sich die Eihäute entwickeln, geltend gemacht werden, ich möchte aber doch die Richtigkeit derselben nicht in Zweifel ziehen, da nicht ganz selten in mißgebildeten Ovarien die Eier zu beblätterten Aestchen auswachsen.

Für die physiologische Betrachtung der Befruchtung ist es vollkommen gleichgültig, ob man nach der von Rob. Brown und Decandolle vertheidigten Theorie die Eier als ein Product der Carpellarblätter betrachtet, oder ob man mit Schleiden, Endlicher und Unger u. A. annimmt, daß die Placenta immer ein Achsengebilde sei. Es würde zu weit führen, die Gründe für und wider diese beiden Theorien anzuführen, von welchen jede für einen Theil des Pflanzenreichs richtig ist, von welchen sich aber keine und namentlich nicht die zweite, einseitig auf alle Pflanzen ausdehnen läßt, ohne mit den klarsten Thatsachen in Widerspruch zu gerathen.

Detailuntersuchungen über das vegetabilische Ei finden sich vorzugsweise bei Mirbel (Recherches sur la structure et les développement de l'ovule végétale. Ann. d. sc. nat. XVII.), Schleiden (Ueber die Bildung des Eichen u. s. w. Act. nat. curios. Vol. XIX. P. I. Grundzüge der wissenschaftl. Botanik), Hofmeister (Die Entstehung des Embryo der Phanerog.), Tulasne (Ann. d. sc. nat. 3. Sér. XII.).

*** Die Entstehung des Embryo.

Zur Entstehung eines Embryo im Ei ist eine Befruchtung desselben durch den Pollen unerläßliche Bedingung. Es kann zwar ohne eine solche das Ovarium zur Frucht und das Ei zu einem äußerlich normal gebildeten Samen auswachsen, allein der letztere ist, weil der Embryo in demselben fehlt, der Keimung nicht fähig. Bei den nacktsamigen Phanerogamen (den Cycadeen und Coniferen) fällt der Pollen auf die frei liegenden Eier und befruchtet dieselben unmittelbar, bei den übrigen Phanerogamen, bei welchen die Eier in ein Ovarium eingeschlossen sind, wird die Befruchtung durch das Pistill vermittelt, mit dessen Narbe der Pollen in Berührung kommen muß.

Bei der Mehrzahl der Pflanzen ist das Ovarium nach oben nicht vollkommen geschlossen, sondern es setzt sich seine Höhlung in einen oft sehr engen Canal fort, welcher durch die Substanz des Griffels verläuft, oder wenn die Ränder des Carpellarblatts, soweit dasselbe den Griffel bildet, nicht unter einander verwachsen sind, die Form einer auf der inneren Seite des Griffels verlaufenden Rinne besitzt. Das Zellgewebe, welches die Wandung dieses Canales bildet, unterscheidet sich vom übrigen Gewebe des Griffels durch Weichheit und Durchsichtigkeit, und häufig auch durch

Digitized by Google

Farblosigkeit. Zwischen seine Zellen, welche gewöhnlich sehr langgestreckt sind, aber auch rundlich sein können, tritt zur Zeit der vollständigen Ausbildung des Pistills eine schleimige Flüssigkeit aus, durch welche der Zusammenhang der Zellen so gelockert wird, daß sie sich ohne Schwierigkeit von einander trennen lassen, und in Folge der Anschwellung, welche die ausgetretene Flüssigkeit veranlaßt, häufig den Griffelcanal völlig verschließen. Dieses Zellgewebe, welches nach Ad. Brongniart mit dem Ausdrucke des leitenden Gewebes bezeichnet wird, tritt an der oberen Oeffnung des Canales, an welcher es häufig zu einem größeren kugelförmigen oder in Lappen getheilten Körper angeschwollen ist, frei zu Tage und bildet die Narbe, das Stigma. Die das Stigma bildenden Zellen sind gewöhnlich weniger in die Länge gezogen, als die im Innern des Griffels liegenden, und sind auch häufig fester unter einander verwachsen. Ihre äußerste Schichte bildet keine zusammenhängende, ebene Epidermis, sondern es besitzen die Zellen derselben gewöhnlich die Form von längeren oder kürzeren Papillen, wie auch oft solche Papillen längs des ganzen Griffelcanals auf der äußeren Fläche des leitenden Gewebes auftreten. Am entgegengesetzten Ende des Canals erstreckt sich das leitende Gewebe bis in die Höhlung des Ovariums und verläuft hier im Allgemeinen an der Wandung desselben bis zum Insertionspunkt der Eier, wobei dasselbe je nach dem Baue des Ovariums, der Lage und Anzahl der Eier u. s. w. unter sehr verschiedenen Formen auftritt, bald als eine breite Schichte, die mit vielen Eiern versehene Placenta überzieht, bald unter der Form von einem schmalen Streifen zu einem einzelnen Eie verläuft, bald in zapfenförmiger Gestalt in die Höhlung des Ovariums vorspringt und in directe Berührung mit der Mikropyle desselben tritt u. s. w. Das leitende Gewebe ist durchaus nicht als ein besonderes Organ zu betrachten, sondern wird durch eine an bestimmten Stellen stattfindende Modification des Gewebes des Carpellarblattes, gewöhnlich seiner oberen Fläche, soweit diese den Griffelcanal bildet, dargestellt. In anderen Fällen kann sich aber auch diese Modification des Gewebes quer durch die Substanz des Carpellarblattes auf die Rückenfläche desselben hinausziehen, wie bei den Asclepiadeen, bei welchen dasselbe nur einen sehr kleinen Theil der colossalen, scheinbar die Narbe darstellenden Anschwellung der verwachsenen Griffel bildet, oder bei Lomatogonium, wo die mit einander verwachsenen Ränder der Carpellarblätter längs des ganzen Ovariums aus Narbensubstanz bestehen.

So lange auf der Narbe die vorhin bemerkte schleimige Flüssigkeit noch nicht ausgeschieden ist, ist das Pistill noch nicht befruchtungsfähig, indem die Pollenkörner vermöge ihrer größeren oder geringeren Klebrigkeit zwar an der Narbe anhängen, aber keine weiteren Veränderungen erleiden können. Ist dagegen jene Aussonderung eingetreten, so beginnt die Keimung der Pollenkörner oft schon in wenigen Minuten, jedenfalls in wenigen Stunden. Die innere Haut durchbricht die äußere in Form eines cylindrischen Schlauches, welcher sich an die Narbenpapillen anlegt (zuweilen z. B. bei Matthiola annua auch in dieselben eindringt), an ihnen hinunterwächst und sich zwischen die Zellen des leitenden Gewebes eindrängt. Gewöhnlich tritt aus jedem Korne nur ein Schlauch aus, bei solchen Körnern dagegen, welche mit mehreren porenähnlichen Stellen in ihrer äußeren Haut versehen sind, und bei welchen immer der unter einer solchen Stelle gelegene Theil der inneren Haut sich zum Schlauche ausbildet, ent-

Digitized by Google

wickelt auch nicht selten ein Korn mehrere Schläuche, deren Zahl Amici sogar auf 20 — 30 steigen sah. Die Pollenröhren setzen ihren Weg in Folge eines fortdauernden Wachsthums an ihrer Spitze durch das leitende Gewebe des Griffels bis ins Ovarium fort, wobei sie bei langgrifflichen Pflanzen, z. B. Cactus grandiflorus, eine Länge erreichen, welche den Durchmesser des Pollenkorns mehrere 1000mal übertreffen kann. Schon diese bedeutende Länge, noch mehr aber der Umstand, daß die Wandung der Pollenröhre in Verhältniß zu ihrer Höhlung oft keine unbeträchtliche Dicke besitzt, läßt erkennen, daß die Bildung derselben nicht auf mechanischer Ausdehnung der Pollenhaut, sondern auf einem Wachsthume beruht, zu welchem die erforderliche Nahrung aus der schleimigen Flüssigkeit, welche zwischen die Zellen des leitenden Gewebes ergossen ist, gezogen wird.

Die Schnelligkeit, mit welcher dieses Wachsthum erfolgt, ist bei verschiedenen Pflanzen äußerst verschieden und unterliegt keiner allgemeinen Regel. Die erste Folge desselben ist ein Festhaften der Pollenkörner an der Narbe, so daß sie sich nicht mehr abwischen lassen. Es findet dieses nach der Angabe von Gärtner oft schon nach einer halben Minute statt, während in anderen Fällen mehrere (bei Mirabilis und bei Malvaceen selbst 24 — 36) Stunden darüber hingehen können. Ebenso erfordert das Hinabwachsen der Pollenröhren durch den Griffel bei verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene Zeit. Bei manchen Pflanzen gehen mehrere Wochen vorüber, bis die Pollenröhren einen nur wenige Linien langen Griffel durchdringen, während bei anderen, selbst mit sehr langem Griffel versehenen Pflanzen wenige Stunden dazu hinreichen (z. B. bei Cactus grandiflorus und Colchicum). Nachdem die Pollenröhren in die Narbe eingedrungen sind, erlischt die Absonderung derselben, und es fängt ihr Gewebe abzusterben an, während der untere Theil der Pollenröhren noch in seinem Wachsthume begriffen ist. Die Fovilla zieht sich in demselben Verhältnisse, wie diese Röhren sich verlängern, in dieselben hinab, weßhalb auch kurze Zeit nach der Bestäubung die Pollenkörner auf der Narbe zusammensinken. Die Fovilla wird wohl bei der bedeutenden Länge der Pollenröhren immer durch die aufgesogene Flüssigkeit bedeutend verdünnt, erscheint jedoch immer noch mehr oder weniger körnig und trübe. Theils hieran, theils an dem meistens weit geringeren Durchmesser (welcher oft sehr gering ist, z. B. bei Orchis Morio etwa $^1/_{180}$ Millimet., bei Digitalis purpurea $^1/_{165}$, bei Cheiranthus Cheiri $^1/_{280}$, bei Capsella Bursa pastoris $^1/_{332}$ Mill. beträgt) sind die Pollenröhren von den Zellen des leitenden Gewebes zu unterscheiden.

In dem Ovarium angekommen, kriechen die Pollenröhren, wenn sie nicht durch besondere Anlagerung des leitenden Gewebes unmittelbar zum Eimunde geführt wurden, in einem meistens sehr geschlängelten Verlaufe auf der Placenta zwischen den Eiern durch und dringen zuletzt einzeln oder auch mehrere zusammen in den Mikropylecanal der Eier ein.

Anmerk. Es dauerte von der ersten Beobachtung Amici's über das Hervortreten von Pollenröhren auf der Narbe von Portulaca (1823) ziemlich lange, ehe ihr weiterer Weg bis zum Ei erkannt wurde, indem zwar Brongniart (1826) durch zahlreiche Beobachtungen nachwies, daß die Pollenröhren ins leitende Gewebe eindringen, dagegen gefunden zu haben glaubte, daß ihr unteres Ende einreiße und die ausfließende Fovilla durch das leitende Gewebe zum Eie geführt werde. Den vollständigen Verlauf bis zum Ovulum entdeckte Amici (1830. Ann. d. sc. nat. XXI. 329), allein noch im Jahre 1832 war Rob. Brown im Zweifel, ob die in das Ovulum der Orchideen eindringenden Röhren Pollenschläuche, oder

Digitized by Google

nicht vielmehr Röhren seien, welche sich im Griffel bilden und welchen er den Namen der Schleimröhren (mucous tubes) beilegte, ein Zweifel, welcher durch die Untersuchungen Amici's vollständig beseitigt wurde, sowie überhaupt die von manchen spätern Beobachtern behauptete Meinung, daß diese Erscheinung sich nicht bei allen Phanerogamen finde, durch die ausgedehnten Untersuchungen Schleiden's, Hofmeister's u. s. w. als eine gänzlich irrige nachgewiesen ist.

Es ist eine der räthselhaftesten Erscheinungen, daß das Ende der Pollenröhren die Mikropyle der Eies, zu welcher sie nicht immer einen ganz einfachen Zugang haben, erreicht; da dieses Zusammentreffen rein dem Zufall überlassen zu sein scheint, so sollte man vermuthen, daß, um diesen Zweck zu erreichen, eine sehr große Anzahl von Pollenröhren durchaus nothwendig sei. Dennoch verhält sich die Sache nicht so. Es ist zwar bei der Mehrzahl von Pflanzen die Zahl der Pollenröhren, die sich auf der Narbe entwickeln, eine sehr beträchtliche und es ist nicht selten ganze Bündel derselben in das Ovarium eindringen zu sehen, was auch bei der großen Zahl von Pollenkörnern, welche in den Blüthen gebildet werden und von welchen in der Regel eine ziemliche Menge auf die Narbe gelangt, sehr erklärlich ist. Es fand z. B. Kölreuter in der Blüthe von Hibiscus Trionum 4863 Pollenkörner, und nach Amici's Schätzung können die Pollenkörner einer Anthere von Orchis Morio 120,000 Pollenröhren liefern. Die Zahl der zu einer Befruchtung nothwendigen Pollenkörner ist jedoch keineswegs groß. Es sind z. B. nach Kölreuter's Versuchen bei Hibiscus Trionum 50 — 60 Pollenkörner zureichend, um alle im Ovarium befindlichen Eier (etwas über 30) zu befruchten; wenn er weniger Pollenkörner auf die Narbe brachte, so wurden nicht alle Eier befruchtet, z. B. von 25 Pollenkörner nur 10 — 16 Eier. Bei Mirabilis Jalapa und longiflora waren 1 bis höchstens 3 Pollenkörner zur Befruchtung des Eies hinreichend.

Es ist nicht nothwendig, daß der Pollen unmittelbar aus der Anthere auf die Narbe gelangt, wenn eine Befruchtung stattfinden soll, sondern es scheint derselbe bei allen Pflanzen einige Tage lang befruchtungsfähig zu bleiben, während er sich bei einigen sogar ein Jahr lang erhält. So fand z. B. Kölreuter, daß sich der Pollen von Hibiscus Trionum 3 Tage, der von Cheiranthus Cheiri 14 Tage lang frisch erhielt; der Pollen von Phoenix dactylifera soll sich im Oriente ein Jahr lang aufbewahren lassen, die gleiche Zeit wird von dem von Cannabis, Zea, Camellia angegeben (vergl. Gärtner, Befruchtung der Gewächse, I. 146).

Um den Verlauf der im Innern des Eies stattfindenden Vorgänge zu erläutern, muß ich auf den Bau der letzteren zurückkommen. Gegen die Zeit der Befruchtung hin hat sich meistens der Embryosack im Verhältniß zu den übrigen Theilen des Eies stark vergrößert. Bei vielen Pflanzen ist derselbe noch im Innern des Eikerns eingeschlossen, so daß sein oberes, gegen die Mikropyle gewendetes Ende noch von einer oder mehreren dem Eikerne angehörigen Schichten von Parenchymzellen bedeckt ist. Bei anderen Pflanzen (z. B. bei den Orchideen, Syngenesisten) hat dagegen der Embryosack (Tab. I. Fig. 12. *s.* 13. *s.*) um diese Zeit den ganzen Eikern, oder wenigstens den oberen Theil desselben (bei den Leguminosen auch die innere Eihaut) vollkommen verdrängt, und in einigen Fällen, namentlich bei Santalum hat er sich so vergrößert, daß er aus der Mikropyle frei hervorragt. Die in die Mikropyle eingedrungene Pollenröhre (Tab. I. Fig. 14. *p.* 15. *p.*) trifft daher bei ihrer weiteren Verlängerung bald unmittelbar auf die Spitze des Embryosackes, bald auf die den letzteren bedeckende Zellschichte; im letzteren Falle drängt sie sich zwischen diese Zellen ein und gelangt auf diese Weise ebenfalls zum Embryosacke.

In dem letzteren findet sich immer eine mehr oder weniger reichliche Menge von Protoplasma. Ein Theil von dem letzteren zieht sich in der letzten Zeit, ehe die Pollenröhre beim Embryosacke anlangt, in das obere, gegen die Mikropyle gewendete Ende desselben. In dieser Protoplasmamasse treten Zellenkerne, gewöhnlich in der Anzahl von drei, auf (Tab. I.

Digitized by Google

Fig. 12.) und geben Veranlassung zur Bildung von eben so vielen Zellen (Tab. I. Fig. 13 *b*. 14.), welche den oberen Raum des Embryosackes mehr oder weniger vollständig ausfüllen und mit dem Ausdrucke der Keimbläschen bezeichnet werden. Die Dreizahl derselben, obgleich sehr gewöhnlich, ist jedoch nicht allgemein, indem sich bei manchen Pflanzen (z. B. Agrostemma Githago nach Hofmeister) nur ein Keimbläschen bildet, und in anderen Fällen, wie bei Funckia coerulea, auch eine größere Zahl derselben auftritt. Es kann auch, wie dieses Hofmeister bei Canna beobachtete, eines derselben noch vor der Befruchtung die übrigen durch seine vorherrschende Vergrößerung verdrängen. Neben diesen für die Entstehung des Embryo nothwendigen Zellen bildet sich auch an anderen Stellen des Embryosackes eine größere oder kleinere Anzahl von Zellen (Tab. I. Fig. 14 *f*.), vorzugsweise an dem von der Mikropyle abgewendeten Ende desselben, seltener auch in seiner mittleren Region. Es ist diese Zellenbildung jedoch weder eine allgemeine Erscheinung, noch steht sie zu der Befruchtung in Beziehung.

Wenn die Pollenröhre den oberen Theil des Embryosackes erreicht hat, so steht ihr Wachsthum entweder sogleich still, oder sie verlängert sich nur noch um sehr Weniges, wobei ihr stumpfes, etwas angeschwollenes Ende sich gewöhnlich seitwärts zwischen den Embryosack und die denselben umgebende Zellschichte eindrängt (Tab. I. Fig. 14. 15), oder auch in seltenen Fällen (Narcissus poëticus nach Hofmeister, bei Digitalis purpurea, Campanula Medium nach Tulasne) die Membran des Embryosacks auf eine kurze Strecke weit einstülpt. In höchst seltenen Fällen (bei Canna nach Hofmeister) durchbricht die Pollenröhre die Membran des Embryosackes und gelangt auf diese Weise mit dem Keimbläschen in unmittelbare Berührung. In der großen Mehrzahl der Fälle ist dagegen, wie schon bemerkt, die Pollenröhre durch die Membran des Embryosackes von dem Keimbläschen getrennt, und häufig entspricht auch die Stelle, an welcher die Spitze der Pollenröhre mit dem Embryosacke in Berührung steht, nicht genau der Stelle, an welcher im Innern des Embryosackes ein Keimbläschen anliegt (Tab. I. Fig. 15.). Eine materielle Einwirkung der Pollenröhre auf das Keimbläschen kann daher nur durch Durchschwitzung des flüssigen Theiles der Fovilla durch die Membran der Pollenröhre, des Embryosackes und des Keimbläschens geschehen. Daß eine solche Durchschwitzung stattfindet, läßt sich zwar nicht nachweisen, ist aber höchst wahrscheinlich, da sich nicht einsehen läßt, wie ohne eine solche die Befruchtung des Keimbläschens stattfinden sollte.

Die Pollenröhre geht nach ihrer Ankunft am Embryosacke mehr oder weniger schnell ihrem Untergange entgegen. Ihr Wachsthum erlischt, wie schon bemerkt, und die in ihr enthaltene Fovilla ändert in sichtbarer Weise ihre Beschaffenheit, indem sie ein krümmliges, halb geronnenes Aussehen bekommt; die Pollenröhre selbst ist nun offenbar abgestorben und verschwindet früher oder später, zuweilen freilich erst gegen die Zeit der Samenreife, wie es scheint durch Resorption.

Kurze Zeit nach dem Zusammentreffen der Pollenröhre mit dem Embryosacke, aber nur wenn ein solches stattgefunden hat, beginnt die weitere Entwickelung von einem der Keimbläschen, indem dieses ein rasches Wachsthum zeigt, und die zwei anderen Keimbläschen, welche gewöhnlich neben ihm vorhanden sind, verdrängt (Tab. I. Fig. 15.); nur in selteneren Fällen tritt in zweien oder mehreren dieser Bläschen die gleiche Vergrößerung ein.

Digitized by Google

Die Form, welche das sich vergrößernde Keimbläschen annimmt, ist bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden; bei vielen wächst dasselbe nur mäßig in die Länge und erhält dadurch eine Eiform, bei anderen dagegen, namentlich bei den Scrophularinen und Cruciferen, wächst es in einen langen Cylinder aus, welcher häufig die Pollenröhre nicht viel im Durchmesser übertrifft und am unteren Ende eine keulenförmige Anschwellung zeigt. Das Protoplasma, welches anfänglich das Keimbläschen ziemlich gleichförmig erfüllte, zieht sich mit der Vergrößerung desselben vorzugsweise gegen sein unteres Ende hin, worauf dann bald eine auf Theilung beruhende Zellbildung (Tab. I. Fig. 15., 16.) in demselben beginnt. Bei dieser Umwandlung des Keimbläschens in einen zelligen Körper, welchem Hofmeister den Namen des Vorkeims, Proembryo beilegte, kommen bei verschiedenen Pflanzen eine Menge von Modificationen vor. Ohne Ausnahme theilt sich das Bläschen zunächst durch eine Querwand in zwei über einander liegende Zellen (Tab. I. Fig. 16. *a. b.*); von diesen kann sich die untere sogleich durch weitere Theilung in einen parenchymatosen Körper (den Embryo) umwandeln, wie dieses bei Monotropa stattfindet, gewöhnlich aber tritt die Bildung des Embryo erst ein, nachdem sich der Vorkeim durch weitere Zellentheilung in einem zusammengesetzten zelligen Körper verwandelt hat. Hierbei kann bloß die Bildung von Querscheidewänden vorkommen und sich auf diese Weise der Vorkeim in eine confervenartig gegliederte (Tab. I. Fig. 17. *a.* 18. *a.*), oft langgestreckte Reihe von über einander liegenden Zellen umwandeln (z. B. bei den Scrophularinen, Cruciferen), oder es kann auch ziemlich frühe der fadenartige Vorkeim durch Längentheilung seiner Zellen in ein massenhaftes Zellgewebe übergehen (z. B. bei Statice, Tropaeolum, Zea, Fritillaria). Mag das eine oder das andere stattfinden, so verwandelt sich früher oder später die Endzelle des ganzen Gebildes, indem in ihr ein überwiegendes Wachsthum und Zellentheilung in verschiedener Richtung eintritt, in ein zelliges, zuerst kugelförmiges Gebilde (Tab I. Fig. 17 *b.*, 18 *b.*), welches, je mehr es sich ausbildet, einen desto schärferen Gegensatz gegen den übrigen, dem Mikropyleende zugewendeten Theil des Vorkeimes (welchen man den Namen des Trägers oder Aufhängefadens beilegt) bildet. Die weitere Entwickelung zeigt, daß diese am Ende des Vorkeims sich entwickelnde Zellmasse die Grundlage des Embryo bildet. Es kann dieselbe bei den Pflanzen mit sogenanntem homogenen Embryo (z. B. bei den Orchideen, bei Monotropa) auf der Form eines kugeligen oder elliptischen, aus mehr oder weniger Zellen zusammengesetzten Körpers stehen bleiben (Tab. I. Fig. 18.), gewöhnlich aber sprossen an seinem vom Träger abgewendeten Ende etwas unter seiner äußersten Spitze die Cotyledonen (bei den Monocotylen unter der Form eines stengelumfassenden Blattes, bei den Dicotylen unter der Form von zwei opponirten Blättern) aus demselben hervor, worauf sich dann später seine Spitze zur Endknospe (dem Federchen, plumula) ausbildet.

Auf diese Weise ist der Embryo im Embryosacke beständig in umgekehrter Richtung, mit seiner Stammspitze nach unten, aufgehängt. Das Wurzelende desselben ist, wie aus der Entstehung des Embryo aus der Endzelle des Vorkeimes erhellt, nicht frei, sondern mit den Zellen des Vorkeimes verwachsen; es unterscheidet sich dasselbe auch häufig nicht sogleich von den Zellen des Vorkeimes auf eine deutliche Weise, wohl aber tritt mit der weiteren Entwickelung ein immer schärfer werdender Unterschied hervor,

Digitized by Google

indem die Zellen des Embryo immer mit körnigen organischen Stoffen dicht gefüllt sind, während die Zellen des Trägers meist nur einen wenig getrübten Saft enthalten und deßhalb weit durchsichtiger als die des Embryo sind, von welchen sie sich auch häufig durch bedeutendere Größe unterscheiden. Je weiter der Embryo in seiner Entwickelung vorschreitet, desto mehr erlischt in den meisten Fällen die Vegetation in den Zellen des Trägers, so daß derselbe, wenn er auch, wie bei den Orchideen, noch während der Entwickelung des Embryo ein bedeutendes Wachsthum zeigt und noch bei der Samenreife vorhanden ist, doch am Embryo des reifen Samens nur noch einen abgestorbenen, und sich leicht ablösenden Anhang des Würzelchens bildet.

Die Entstehung des Embryo hat, da er sich nicht frei in der Höhlung des Embryosackes, sondern aus einer Zelle des Vorkeims bildet, große Aehnlichkeit mit der Bildung einer Knospe, und namentlich mit der Bildung der zum Stamme sich entwickelnden Knospen auf dem Vorkeime der Kryptogamen; es findet jedoch der wichtige Unterschied von der Knospenbildung statt, daß das untere, mit dem Träger verbundene Ende sich von diesem abschließt und einer weiteren Entwickelung fähig ist, in deren Folge bei der Keimung die primäre Achse des Embryo sich nach unten als Pfahlwurzel verlängern kann, während dieses bei allen Knospen und bei den jungen Stämmchen der Kryptogamen, deren Achse nur nach oben sich verlängern kann, nicht der Fall ist.

Anmerk. 1. In gänzlichem Widerspruche mit der im Vorhergehenden gegebenen Darstellung von der Entstehung des Embryo steht die Theorie von Schleiden (Einige Blicke auf die Entwickelungsgeschichte des vegetab. Organismus, in Wiegmann's Archiv, 1837. I. 289. Ueber die Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo, in Act. acad. nat. curios. V. XIX. P. I.), nach welcher der Embryo nicht in der Höhlung des Embryosackes, sondern im untern Ende der Pollenröhre, welche die Wandung des Embryosackes in seine Höhlung hineinstülpt und in diese Vertiefung mehr oder weniger weit eindringt, entsteht. Dieser Theorie zufolge ist das Keimbläschen nicht das unabhängig von der Befruchtung sich bildende Product des Eies, sondern das keulenförmig ausgedehnte Ende der Pollenröhre und der Träger der übrige in den eingestülpten Theil des Embryosackes hineinragende Theil der letzteren. Im ganzen Gebiete der Pflanzenphysiologie hat wohl selten eine Theorie ein solches Aufsehen erregt, wie diese Befruchtungslehre. Keine Ueberzeugung war fester begründet, als die, daß der Pollen das befruchtende Organ sei, daher das Staunen, daß es sich gerade umgekehrt verhalten sollte. Die Verwirrung war groß, denn die neue Theorie rührte von einem Manne her, welcher durch seine gleichzeitig publicirten vielfachen und trefflichen Untersuchungen über das Ei zeigte, daß er, wie Wenige, mit seinem Gegenstande vertraut war, und welcher in jedem Worte die Ueberzeugung aussprach, daß sich die Sache so, wie er sie aussprach, verhalte, und daß von einer Täuschung gar keine Rede sein könne. Es fehlte auch nicht an Andern, welche bestätigende Beobachtungen bekannt machten (Wydler, in der Biblioth. univers. 1838. Oct. Gélèznoff, in der Bot. Zeit. 1843. 841), oder welche aus theoretischen Gründen der neuen Theorie huldigten und sie als eine ausgemachte Wahrheit lehrten (Endlicher und Unger, Grundzüge der Botanik). Es fehlte zwar auch nicht an Vertheidigern der alten Ansicht, allein diese führten lange Zeit hindurch den Kampf mit geringem Glücke. Einige, welche das Mikroskop nicht zu handhaben verstanden, glaubten dennoch in dieser Angelegenheit, bei welcher es sich einzig und allein um eine nur durch das Mikroskop auszumittelnde Thatsache handelte, auf andere Gründe hin ein Urtheil fällen zu können, ein solches war aber an und für sich völlig bedeutungslos; Andere, vorzugsweise Meyen (Physiolog. III.), nahmen allerdings das Mikroskop zur Hand, begnügten sich aber mit zu oberflächlichen Untersuchungen und hatten somit bei ihrer vermeintlichen Widerlegung der neuen Theorie wenig Glück, denn Beobachtungen, bei welchen zum Theil nicht einmal das Eindringen der Pollenröhre in das Ei, oder der Embryosack erkannt wurden, waren nicht geeignet, einen Gegner wie Schleiden aus dem Felde zu schlagen und dieser konnte mit Recht einzelne, unter

Digitized by Google

sich so wenig übereinstimmende Beobachtungen Meyen's zu seinen Gunsten deuten. Da war es wiederum Amici, welcher nun zum zweiten Male mit einer in der Befruchtungslehre Epoche machenden Beobachtung hervortrat und durch seine Untersuchungen über die Befruchtung der Orchideen (sulla fecondazione delle Orchidee, in Giornale botan. italian. Anno sec.) der neuen Theorie mit einem Schlage ein Ende machte. Der Abhandlung Amici's folgte bald die Bestätigung des von ihm Gesehenen durch mich (Bot. Zeit. 1847. 465) und Andere, und rasch folgten sich die ausgedehnten Untersuchungen von Hofmeister (die Entstehung d. Embryo d. Phanerogamen) und von Tulasne (Ann. d. sc. nat. 3. Sér. XII.), welche eine vollständige Bestätigung der an den Orchideen erhaltenen Resultate enthielten und nachwiesen, daß durch die ganze Reihe der Phanerogamen der Befruchtungsproceß in seinen wesentlichen Verhältnissen der gleiche ist, so daß diese Angelegenheit als eine in ihren Hauptgrundzügen völlig abgemachte zu betrachten ist.

Anmerk. 2. Sehr bedeutende Verschiedenheiten bieten die sogenannten nacktsamigen Dicotylen (die Cycadeen und Coniferen) hinsichtlich der Erzeugung ihres Embryo von allen übrigen Phanerogamen dar; leider sind aber noch nicht alle Verhältnisse durch die bisherigen Untersuchungen aufgeklärt. Diese Verschiedenheiten beruhen nicht sowohl darauf, daß bei diesen Pflanzen die Pollenkörner unmittelbar auf das nacktliegende Ei fallen, denn hiedurch wird im Wesentlichen nichts geändert, indem die Pollenkörner hier auf der Spitze des Kernes auf ähnliche Weise keimen, wie bei anderen Pflanzen auf der Narbe, und somit bloß der Umweg eripart ist, welchen die Pollenröhren durch das leitende Zellgewebe des Pistills zu machen haben. Die Unterschiede liegen in einer größeren Verwickelung der Structur des Eies und in der mannigfach abweichenden Bildung des Embryo.

Bei den Coniferen wird der Eikern durch den sich ausdehnenden Embryosack größtentheils verdrängt; der Embryosack füllt sich mit Zellgewebe, von dessen Zellen sich 3—6 in einem Kreise in der Nähe seines oberen Endes gelegene Zellen bedeutender als die anderen vergrößern und die von Rob. Brown sogenannten Corpuscula, die von Mirbel und Spach sogenannten secundären Embryosäcke darstellen, und sich mit Zellgewebe ausfüllen. Die Pollenkörner keimen auf der Spitze des Eikerns und treiben ihre Röhren durch den oberen Theil desselben, wobei die außerordentliche Langsamkeit, mit welcher dieser Proceß bei manchen Arten vor sich geht, auffallend ist, indem bei Larix europaea nach der Angabe von Gélézznoff die Pollenröhren erst nach 35 Tagen aus dem Pollenkorne austreten und bei Pinus sylvestris, nach Pineau, ein volles Jahr vergeht, ehe sie durch den Eikern zum Embryosacke hindurchwachsen, wobei offenbar auch die Befruchtung auf diesen langen Termin hinausgeschoben ist. Wenn die Pollenröhren am Embryosack angekommen sind, so durchbrechen sie diesen und das zwischen seiner Membran und den secundären Embryosäcken gelegene Zellgewebe. Ueber ihr weiteres Verhalten stimmen dagegen die Beobachtungen nicht überein. Pineau glaubte gefunden zu haben, daß sie an ihrem Ende platzen und die Fovilla in die secundären Embryosäcke ergießen, nach Gélézznoff würde dagegen eine innere, die Fovilla zunächst umschließende Membran die Pollenröhre durchbrechen und in den secundären Embryosack hineinwachsen. Auf gleiche Weise ist man über die Entstehung des Embryo noch nicht im Reinen. In den secundären Embryosäcken entsteht, wie es scheint, aus den vorher in ihnen enthaltenen Zellen ein Vorkeim von höchst eigenthümlicher Form; sein oberer Theil besteht bei Pinus aus einer Rosette von 4—5 Zellen, an welche sich nach unten eben so viele Zellen anschließen, welche sich bald zu einem langen Faden ausdehnen, welcher an seinem unteren Ende wieder 4 Zellen trägt, aus welchen die Anlage zum Embryo besteht. Wie sich die mittleren Zellen fadenförmig ausdehnen, so durchbrechen sie den secundären Embryosack an seinem unteren Ende, wachsen in eine Aushöhlung des im primären Embryosacke liegenden Zellgewebes hinein und schieben den Embryo aus dem secundären Embryosacke hinaus. Auf diese Weise bilden sich eben so viele Embryonen, als secundäre Embryosäcke vorhanden sind, es können aber auch die 4—5 Zellen, welche den fadenförmigen Träger bilden, sich von einander lostrennen und jede derselben an ihrem unteren Ende einen besonderen Embryo bilden. Der Embryo selbst zeigt wieder ein sehr eigenthümliches Wachsthum, indem zwar sein Cotyledonarende aus einer zusammenhängenden, abgeschlossenen Zellenmasse besteht, dagegen sein Wurzelende aus einer lockeren Masse von Zellgewebe besteht, welche am Träger rückwärts wächst, und deren Zellen sich erst später enge zusammenschließen. Bei Thuja bildet sich endlich eine ganze Masse solcher Träger, welche sich nach unten in einen Embryo endigen, neben einander in Einem Embryosacke. Die vielen, in einem Eie entste-

Digitized by Google

benden Embryonen scheinen anfänglich gleich lebensfähig zu sein, und bilden sich alle bis zu einem gewissen Grade aus, dann aber sterben sie aus einem unbekannten Grunde bis auf einen ab. (Rob. Brown, sur la pluralité et la développement des embryos dans les grains des Conifères. Ann. d. sc natur. 2. sér. XII. 193. Mirbel et Spach, Notes sur l'embryogénie du Pinus Laricio etc. Ibid. 257. Pineau, sur la formation de l'embryo chez les Conifères. Ann. d. sc. natur. 3. Sér. XI. 83. Géléznoff, sur l'embryogénie du mélèze. Bullet. de la société de natural. de Moscou. XXII.)

Anmerk. 3. Hätte sich die Schleiden'sche Befruchtungstheorie als richtig erwiesen, so wäre mit derselben auch der unumstößliche Beweis geliefert gewesen, daß ohne eine Bestäubung der Narbe kein Embryo im Ei entstehen kann. Mit der Bestätigung der früheren Ansicht von der Bedeutung der Pollenkörner tauchte auch wieder der Zweifel auf, ob nicht in einzelnen Fällen das Keimbläschen auch ohne Befruchtung der Entwickelung zum Embryo fähig sei. So unwahrscheinlich den Tausenden von Erfahrungen gegenüber, welche für die Nothwendigkeit einer Befruchtung sprechen, eine solche Annahme erscheint, so läßt sich doch die absolute Unmöglichkeit derselben um so weniger erweisen, als unzweifelhafte Fälle die Möglichkeit im Thierreiche nachgewiesen haben. Je größere Genauigkeit bei den Beobachtungen angewendet wurde, desto deutlicher wurde es zwar, daß die Fälle, in welchen man eine Entwickelung keimfähiger Samen ohne Befruchtung beim Hanf, Spinat u. s. w. beobachtet hatte, auf Täuschung beruhten, allein immer sind noch einige Fälle übrig, bei welchen das Räthsel nicht gelöst ist. In dieser Beziehung ist namentlich die von John Smith (Linn. transact. XVIII. 510.) beschriebene Euphorbiacee Coelebogyne ilicifolia anzuführen, an welcher weder von Smith, noch von Francis Bauer, Lindley u. A. eine Spur von Antheren gefunden wurde und welche doch vollkommene Samen trug. Ebenso behauptet Gasparrini (Ann d. sc. nat. 3. Sér. V. 206), daß die im Sommer sich entwickelnden Feigen niemals männliche Blüthen enthalten und dennoch Samen entwickeln, welche einen Embryo enthalten.

C. Die Zelle als Bewegungsorgan.

Obgleich im Allgemeinen die Pflanzen durchaus starr und regungslos erscheinen, so läßt doch eine nähere Betrachtung an den verschiedensten Organen derselben Bewegungen erkennen, welche bald unter dem Einfluß einiger allgemein verbreiteter Agentien, der Schwerkraft und des Lichtes stehen, bald durch zufällig einwirkende Reize hervorgerufen werden, bald von selbst ohne irgend eine nachweisbare von außen einwirkende Ursache eintreten. So viele Aehnlichkeit auch in manchen Fällen diese Bewegungen mit thierischen Bewegungen haben, so fehlt ihnen doch immer der Charakter der Willkür, so daß überhaupt kein schärferer und durchgreifenderer Unterschied zwischen Pflanzen und Thieren aufgefunden werden kann, als der völlige Mangel an willkürlicher Bewegung bei den ersteren und das Vorhandensein einer solchen bei den letzteren.

Anmerk. Ob eine Bewegung eine willkürliche ist, oder nicht, ist leider in vielen Fällen äußerst schwierig zu ermitteln, doch wird wiederholte vorurtheilsfreie Beobachtung wohl nur in seltenen Fällen einen Zweifel darüber lassen. Es hat jedoch der Beobachter bei keiner andern Untersuchung in so hohem Grade, wie hier, ruhige Ueberlegung nöthig, denn hundertfache Beispiele zeigen, wie leicht bei Betrachtung der räthselhaften Bewegungen der Pflanzen die Phantasie ins Mittel tritt und zu irrigen Folgerungen verleitet. Warnende Beispiele liefern die Beobachtungen über die schwärmenden Algensporen, über die Diatomeen, Oscillatorien u. s. w. in Menge, indem sie zeigen, wie leicht, wenn einmal die Art der Bewegung mißkannt und damit diese Pflanzen für Thiere gehalten wurden, dann auch sogleich ihr ganzer Bau verkannt wurde und vorgebliche Augen, Eingeweide, Füße und andere thierische Organe aufgefunden wurden, welche nüchternere Beobachter als himmelweit verschiedene Dinge erkannten.

Bei Betrachtung der Bewegungen der Pflanzen müssen wir vor al-

Digitized by Google

lem diejenigen Fälle ausschließen, in welchen die Bewegung eines Organs darin begründet ist, daß in Folge einer mehr oder weniger vollständigen Austrocknung die verschiedenen Schichten desselben sich auf ungleichförmige Weise zusammenziehen und dadurch eine Krümmung hervorbringen. Je nach den mechanischen Verhältnissen des Baues geht die durch diese Krümmung veranlaßte Bewegung bald langsam, bald sehr rasch vor sich. Das erstere ist der Fall, wenn der Bewegung des austrocknenden Organes kein äußeres Hinderniß entgegensteht, das andere, wenn der sich krümmende Theil mit anderen Theilen verwachsen ist, wodurch er gehindert wird, seiner Zusammenziehung zu folgen, weßhalb er in eine allmälig zunehmende Spannung versetzt wird, in deren Folge endlich eine Zerreißung und ein plötzliches Losschlagen des gespannten Theiles, wie von einer Metallfeder, eintritt. Im Allgemeinen zieht sich unter den verschiedenen Schichten eines Organes bei der Austrocknung diejenige am stärksten zusammen, welche aus größeren, dünnwandigeren und rundlicheren Zellen besteht, dagegen erfährt eine aus dickwandigeren, kleineren und gestreckten Zellen bestehende Schichte eine geringere Contraction und bildet deßhalb bei dem gekrümmten Organe die convexe Seite.

Anmerk. Beispiele dieser hygroskopischen Bewegungen sind alltäglich und es mag genügen, nur auf einige derselben hinzudeuten. Es gehört hierher die Zusammenziehung in eine Kugel, welche die verzweigten Stengel mancher Pflanzen, z. B. von Anastatica hierochontica, Lycopodium lepidophyllum, bei ihrer Austrocknung erfahren, die Oeffnung der Antheren, das Aufspringen der meisten trockenen Früchte, das Aufreißen der äußeren Samenhaut von Oxalis, die Drehung der Grannen vieler Gräser u. s. w. In einzelnen Fällen zeigen selbst isolirte Stücke einer Zellwandung solche Bewegungen, wenn ihre verschiedenen Schichten in hygroskopischer Beziehung von einander abweichen, z. B. die Elateren von Equisetum, das Peristom der meisten Moose u. s. w. Die Ursache dieser Bewegungen ist in den meisten Fällen so in die Augen fallend und der Beweis, daß sie in Folge von Austrocknung eintraten, in der Regel so leicht zu führen, indem Benetzung des ausgetrockneten Organes veranlaßt, daß dasselbe in seine alte Form zurückkehrt, so daß nur in seltenen Fällen die Ursache verkannt und solche Bewegungen einer lebendigen Kraft, einer Reizbarkeit u. s. w. zugeschrieben wurden, wie dieses z. B. von Purkinje auf eine wunderliche Weise in Beziehung auf die Oeffnung der Antheren in einer besonderen Schrift (De cellulis antherarum fibrosis 1830) geschehen ist.

Gehen wir zu den Bewegungen der lebenden Pflanze über, so tritt uns zunächst als eine der räthselhaftesten Erscheinungen die Ortsbewegung mancher niederen, im Wasser lebenden Algen, der Diatomeen, Desmidieen und Oscillatorien entgegen, welche wegen derselben so häufig für Thiere erklärt wurden. Bei den Diatomeen und Desmidieen besteht die Bewegung in einem langsamen Vor- und Zurückweichen in der Richtung ihres Längendurchmessers, bei welcher an der das Pflänzchen darstellenden Zelle keine Formänderung, wie eine Krümmung u. dgl. (welche bei den Diatomeen schon wegen ihres Kieselpanzers unmöglich wäre) zu beobachten ist. Eben so wenig sind besondere Bewegungsorgane (wie Flimmerfäden) aufzufinden, und wenn Ehrenberg bei den Diatomeen eine dem Fuße einer Schnecke ähnliche bewegliche Sohle zu erkennen glaubte, so muß dieses entschieden für Täuschung erklärt werden.

Der organische Vorgang, von welchem diese Bewegung abhängt, ist ein durchaus unerforschter. Wenn Nägeli (Gattungen einzelliger Algen. 20) die Bewegung daraus erklärt, daß bei der mit dem Ernährungsproceß dieser Pflänzchen verbundenen Aufnahme und Ausscheidung flüssiger Stoffe die Anziehung und Ausstoßung der Flüssigkeiten ungleich auf die

Digitized by Google

Partien der Oberfläche vertheilt seien, und daß diese Strömungen so lebhaft seien, daß durch dieselben der Widerstand des Wassers überwunden werde, so fehlt dieser Erklärung jede positive Basis. Auf diese Bewegungen haben die äußeren Umstände, unter welchen sich die Pflanzen befinden, insofern Einfluß, als sich diese Pflänzchen, wenn sie im Schlamme verborgen liegen, an die Oberfläche desselben hervorziehen, wenn die letztere von der Sonne beschienen ist, und sich in den Schlamm vergraben, wenn seine Oberfläche vertrocknet (Ralfs, the brit. Desmidieae. 20).

Verwickelter tritt diese Bewegung bei den Oscillatorien auf, indem sie bei denselben nicht bloß darauf beruht, daß sich das ganze Gewächs wie ein Stäbchen vor- und zurückschiebt, sondern ein pendelartiges Hin- und Herschwingen der Fäden und eine Krümmung derselben in spiraliger Richtung vorkommt (vergl. Kützing, phycol. gener. 181. Fresenius, über Bau und Leben der Oscillarien im Museum Senkenberg. III. 284). Diese Krümmung verdient unsere Aufmerksamkeit in einem um so höheren Grade, da diese Pflanzen aus einer einfachen Reihe von plattgedrückten Zellen, welche von einer häutigen Scheide umschlossen sind, bestehen. Unter diesen Umständen kann eine Krümmung des Fadens nicht (wie bei den Bewegungen der höheren Pflanzen) auf einer relativ verschiedenen Zusammenziehung oder Anschwellung verschiedener neben einander liegender Zellen beruhen, sondern sie muß in einem abweichenden Verhalten der verschiedenen Seitenflächen der einzelnen Zellen begründet sein, sei es, daß die bei der Bewegung concav werdende Seite sich verkürzt, oder daß die entgegengesetzte Seite sich ausdehnt. Die Ortsbewegungen des ganzen Fadens richten sich auf dieselbe Weise, wie bei den Diatomeen und Desmidieen nach der Beleuchtung und Austrocknung des Schlamms, und namentlich ist ihre Bewegung aus einem dunkeln Orte nach einem beleuchteten hin sehr deutlich (Dutrochet, Mémoires. I. 112).

Anmerk. Es ist hier natürlicherweise nicht der Ort, auf die viel bestrittene Frage, ob die angeführten Wesen auch wirkliche Pflanzen, oder ob sie nicht vielmehr Thiere seien, einzugehen. Das erstere ist, wie ich wenigstens glaube, auf eine unwiderlegliche Weise durch Kützing (Die kieselschaaligen Bacillarien), Ralfs (the british Desmidieae) u. A. bewiesen worden. Angeführt verdient aber zu werden, daß die Zusammenziehung in eine Spiralform in noch weit höherem Grade, als bei den Oscillatorien, bei ganz entschiedenen Pflanzen, nämlich bei den Zygnemen nicht selten vorkommt (vergl. Meyen, Physiol. III. 566).

Aehnliche schnelle und wieder rückläufig werdende Bewegungen, wie sie die angeführten niedern Algen zeigen, sind bei den höheren Pflanzen an den aus einer einzigen Zelle oder einer einfachen Zellenreihe bestehenden Organen, welche hinsichtlich ihres Baues mit jenen Pflanzen verglichen werden könnten, nicht bekannt, dagegen finden sich bei solchen einfach gebauten Organen Krümmungserscheinungen, welche zwar im nächsten Zusammenhange mit ihrem Wachsthume stehen, jedoch in mancher Beziehung mit den Bewegungserscheinungen in Verbindung zu bringen sein mögen. Ich rechne hierher die Erscheinung, daß manche fadenförmige Auswüchse von Zellen in bestimmter Richtung wachsen und sich an fremde Körper anschmiegen.

Vor allem ist hier an die Pollenröhren zu erinnern, welche nach ihrem Austritt aus dem Pollenkorne sich krümmen, um mit den Haaren des Stigmas in Berührung zu kommen, sich an diese anlegen und in das leitende Gewebe des Griffels eindringen. Man hat diese Erscheinung häufig mit der Keimung verglichen, und mit Recht, denn in jener Krümmung,

Digitized by Google

in dem Eindringen der Pollenröhre in das leitende Gewebe treten uns die gleichen Erscheinungen, nur an einem einfacher organisirten Theile entgegen, wie am Würzelchen des Keimpflänzchens. Noch größer ist die Analogie mit den Würzelchen vieler Kryptogamen, seien diese einfache Ausstülpungen einzelner Zellen, wie bei vielen Conferven und bei den Lebermoosen, oder einfache Zellenreihen, wie bei den Laubmoosen. Bei diesen haarförmigen Wurzeln treffen wir dieselbe Neigung, nach unten zu wachsen, dasselbe Sichanschmiegen an fremde Körper.

Man könnte geneigt sein, den Grund davon, daß sich diese Zellen krümmen und an einen festen Körper anlegen, darin zu suchen, daß das Wachsthum derjenigen Theile der Zellmembran, welche mit einem fremden Körper in Berührung kommen, hinter dem Wachsthum der freiliegenden Theile der Membran zurückbleibt. Allein möglicherweise ist die Erscheinung eine weit verwickeltere. Wenn wir nämlich diese Erscheinungen mit den Vorgängen, welche sich an den zusammengesetzten Organen höherer Pflanzen zeigen, vergleichen, so können wir in den Bewegungen dieser haarförmigen Organe die entsprechenden Vorgänge finden, wie sie bei den höheren Pflanzen durch nicht weniger als drei Ursachen (den Einfluß der Schwerkraft, des Lichts und der Berührung fester Körper) hervorgerufen werden. Da aber diese Bewegungen in Hinsicht auf die äußeren Einflüsse, von denen sie abhängen, noch gänzlich unerforscht sind, somit nichts als leere Vermuthungen über dieselben geäußert werden könnten, so glaube ich mich mit dieser Andeutung begnügen zu müssen, daß auch schon bei der einfachen Zelle Bewegungserscheinungen vorkommen, welche denen der zusammengesetzteren Organe vergleichbar sind.

Was nun die Bewegungen der Theile höherer Pflanzen betrifft, so weit dieselben mit dem Wachsthume derselben verbunden sind, so fällt uns zunächst die bestimmte Richtung der Wurzel, des Stammes und der Blätter ins Auge. Gegen keine Erscheinung sind wir dadurch, daß wir sie täglich vor Augen sehen, so sehr abgestumpft, als gegen die bestimmte Richtung, in welcher sich jeder Theil der Pflanzen gegen die senkrechte Linie stellt, und doch liegt uns in dem Umstande, daß der Stamm nach oben, die Wurzel nach unten wächst und das Blatt sich mit seiner oberen Fläche gegen den Himmel wendet, eine Reihe der wunderbarsten, in ihren ursächlichen Verhältnissen leider noch viel zu wenig bekannten Erscheinungen vor Augen. Es erscheint uns diese Stellung der verschiedenen Organe als eine sich so von selbst verstehende, daß wir erst durch die Ausnahmen, welche bei manchen Pflanzen vorkommen und durch das Streben eines aus seiner natürlichen Lage gebrachten Theiles seine normale Lage wieder zu gewinnen, darauf aufmerksam werden, daß diese Lage das Resultat einer Reihe geheimer Vorgänge ist, welche in jedem Augenblicke unbeachtet in der Pflanze thätig sind.

Versuche der einfachsten Art, wie sie namentlich von Duhamel angestellt wurden, haben schon längst gezeigt, daß die früheren Bemühungen, das Wachsthum der Wurzel nach unten und des Stammes nach oben aus dem Einflusse, welchen die Dunkelheit und Feuchtigkeit des Bodens auf die Wurzel, und die Helligkeit und Trockenheit der Luft auf den Stamm äußern, zu erklären, verfehlt waren, indem unter allen Umständen, es mag die Lage und die Umgebung eines keimenden Samens sein, welche sie will, es mag derselbe in der Erde, in der Luft oder im Wasser, in der Dunkelheit oder unter dem Einfluß des Lichtes keimen, das Würzelchen und das

Digitized by Google

Stengelchen sich so lange krümmen, bis sie ihre normale Richtung erlangt haben. Erst dem Scharfsinne von Knight (philos. transact. 1806; a select. from the physiolog. papers 124.) gelang es, einen sicheren Beweis für den Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Einwirkung einer bestimmten Kraft, und zwar der Schwerkraft, dadurch nachzuweisen, daß er Samen auf Rädern, welche in schneller Drehung befindlich waren, keimen ließ, wobei die Würzelchen gegen die Peripherie, die Stengelchen gegen das Centrum der Räder sich hinwendeten. Diese Versuche wurden später von Dutrochet auch auf die Blätter ausgedehnt, wobei es sich zeigte, daß auch die Blätter der Einwirkung der Schwerkraft unterliegen, indem dieselben sich mit der unteren Blattfläche gegen die Peripherie des Rades wendeten (Dutrochet, Mémoires. II. 54.).

Anmerk. Es ist schwer begreiflich, daß es Naturforscher gab, welche die Beweiskraft dieser Versuche, bei welchen die Wirkung der Schwerkraft durch die der Centrifugalkraft ersetzt war, in Zweifel ziehen konnten. Die von Knight gegebene Erklärung der Art und Weise, wie die Schwerkraft die Richtung der Pflanzen bestimmt, muß dagegen für mißglückt erachtet werden. Knight ging bei dieser Erklärung von der verschiedenen Art, wie die Wurzeln und der Stengel in die Länge wachsen, aus. Die Wurzel verlängert sich bekanntlich nur an ihrer äußersten Spitze; von dieser frisch gebildeten Spitze glaubte nun Knight, daß sie als halbweiche Masse der Einwirkung der Schwerkraft unmittelbar folge und sich abwärts biege. Vom Stamme dagegen, bei welchem eine Reihe von Internodien zu gleicher Zeit in der Längenausdehnung begriffen ist, glaubte Knight, daß die Schwerkraft nicht auf seine bereits gebildete festere organische Substanz, sondern auf die in ihm enthaltenen Nahrungssäfte einwirke, daß die letzteren in einem außer der senkrechten Richtung befindlichen Stamme auf die nach unten gelegene Seite desselben gezogen werden und daß in Folge hievon diese Seite kräftiger ernährt werde, deßhalb stärker als die nach oben gewendete Seite in die Länge wachse und dadurch eine Krümmung des Stammes nach oben veranlasse. Wäre diese in Beziehung auf die Wurzel gegebene Erklärung richtig, so würde daraus folgen, daß die Spitze einer Wurzel nicht in eine Flüssigkeit eindringen könnte, welche ein größeres specifisches Gewicht als das ihrer eigenen Substanz besitzt; nun geht aber aus den Versuchen von Pinot, Mulder und Durand (Ann. d. sc. natur. 3. sér. III. 210) hervor, daß die Würzelchen keimender Samen in Quecksilber eindringen, woraus klar wird, daß die Schwerkraft die Wurzelspitze nicht unmittelbar nach unten zieht, sondern daß sie Veränderungen in der Wurzel hervorruft, durch welche eine active Krümmung nach unten veranlaßt wird. Wir werden hiedurch auf eine Erklärung hingewiesen, welche mit der von Knight für die Richtung des Stammes gegebenen mehr oder weniger Aehnlichkeit haben wird. Was nun die letztere anbetrifft, so ist zunächst an derselben auffallend, daß Knight als eine sich von selbst verstehende Sache den Umstand betrachtet, daß die Krümmung des Stammes Folge seines Wachsthumes sei. Dieses erscheint aber im höchsten Grade unwahrscheinlich, wenn wir auf der einen Seite ins Auge fassen, daß bei vielen Organen, auch wenn sie kein Wachsthum mehr zeigen (z. B. bei Blättern, Ranken), Krümmungsbewegungen vorkommen, welche auf einer oft schnell vorübergehenden vom Wachsthume gänzlich unabhängigen Ausdehnung ihres Zellgewebes beruhen, und auf der andern Seite beachten, daß an Stämmen und Aesten nichts gewöhnlicher ist, als daß die eine Seite derselben ein überwiegend starkes Wachsthum zeigt, in dessen Folge das Mark eine sehr excentrische Lage erhält, ohne daß durch dieses einseitige Wachsthum eine Krümmung hervorgerufen worden wäre. Noch unhaltbarer muß uns diese Erklärung erscheinen, wenn wir ins Auge fassen, daß die Richtung nach oben nicht den Stämmen aller Pflanzen zukommt, sondern daß viele eine horizontale Richtung verfolgen und daß die Zweige mancher Pflanzen, z. B. der Hängeesche, eine sehr ausgesprochene Neigung haben, nach unten zu wachsen, ohne daß in der Art ihres Wachsthumes eine Verschiedenheit von den aufwärts wachsenden Stämmen zu finden ist. Es weist dieses darauf hin, daß bei den verschiedenen Stämmen Organisationsverschiedenheiten, welche mit ihrem Längenwachsthume nicht in Verbindung stehen, vorhanden sein müssen, von welchen es abhängt, daß dieselbe äußere Ursache in dem einen eine Krümmung nach unten, in dem andern eine Krümmung nach oben veranlaßt. Daß diese Abweichungen der innern Organisation auf

Digitized by Google

nicht sehr in die Augen fallenden Verhältnissen beruhen, können wir daraus schließen, daß sich die Zweige verschiedener Abarten desselben Gewächses, wie der Esche oder Buche, in dieser Beziehung gänzlich verschieden verhalten können, daß beinahe bei allen unsern Bäumen, z. B. bei den Tannen, ein Unterschied in der Richtung zwischen den primären und zwischen den secundären Achsen vorkommt und daß oft plötzlich, ohne erkennbare äußere Ursache die Spitze von einer oder von mehreren secundären Achsen sich aufwärts wendet und nach Art des Stammes gerade in die Höhe wächst, wovon namentlich große Exemplare von Pinus Cembra die schönsten und auffallendsten Beispiele zeigen.

Es ist das Verdienst von Dutrochet, auf Verschiedenheiten zwischen der Organisation der Wurzel und des Stammes aufmerksam gemacht zu haben, welche unstreitig bei den in Rede stehenden Bewegungen hauptsächlich in Betracht gezogen werden müssen und deren weitere Verfolgung eine Lösung der vielen, in Beziehung auf die Bewegungen der Pflanzen noch obwaltenden Zweifel hoffen läßt. Dutrochet (Mémoires II. 1) suchte die Krümmung des Stammes nach oben und der Wurzel nach unten auf die von den parenchymatosen Zellen dieser Organe ausgeübte Endosmose zurückzuführen. Er fand, daß eine in der Richtung eines Radius aus einem krautartigen Stamme der Länge nach ausgeschnittene Platte, welche sämmtliche Schichten des Stammes vom Centrum des Markes bis zur Epidermis enthält, sich in Wasser auf die Weise krümmt, daß die Epidermis concav wird, und daß bei einer aus einer jungen Wurzel ausgeschnittenen Platte die entgegengesetzte Krümmung eintritt. Den Grund dieser verschiedenen Krümmungen findet er beim Stamme in der von innen nach außen abnehmenden Größe der Markzellen (welche im Stamme wegen der überwiegenden Größe des Markes und der verhältnißmäßig geringen Dicke der Rinde allein in Betracht kommen) und bei der Wurzel in der von außen nach innen abnehmenden Größe der Rindenzellen, welche bei der Wurzel bei der vorherrschenden Entwickelung der Rinde allein ins Auge zu fassen sind. Diese Neigung sich zu krümmen ist, auch ohne daß die verschiedenen Theile ins Wasser gelegt werden, schon in Folge der Anfüllung der Zellen mit Saft, wie sie im natürlichen Zustande der Pflanzen stattfindet, jedoch in minderem Grade vorhanden. Die verschiedenen Seiten der Wurzel und des Stammes besitzen, sobald diese Organe sich in senkrechter Lage befinden, diese Neigung sich zu krümmen in gleichem Grade und es wird auf diese Weise der Kraft der einen Seite von der der entgegengesetzten das Gleichgewicht gehalten. Wenn dagegen ein Stamm oder eine Wurzel in eine geneigte Lage gebracht werden, so wird nach der Ansicht von Dutrochet durch das in Folge der Einwirkung der Schwerkraft eintretende Zufließen der concentrirteren Theile des Nahrungssaftes auf die nach unten gerichtete Seite des Organes die von den Zellen dieser Seite ausgeübte Endosmose beschränkt, während die Zellen der nach oben gerichteten Seite, welche mit einem weniger concentrirten Nahrungssaft in Berührung kommen, in ihrer Endosmose und der dadurch veranlaßten Ausdehnung ungehindert sind. Hiedurch bekommt die in dieser Endosmose begründete Neigung zur Krümmung das Uebergewicht und es wird beim Stengel eine Krümmung nach oben, bei der Wurzel eine Krümmung nach unten veranlaßt. Wenn auch in den Detailangaben der Dutrochet'schen Abhandlung manche Unrichtigkeiten vorkommen und wenn auch die mannigfachen Abweichungen, welche in der Richtung der Stämme und Zweige verschiedener Gewächse vorkommen und von welchen oben nur wenige Andeutungen gegeben wurden, sich bis jetzt aus dem Baue derselben nicht erklären lassen, so hat sich doch der Verfasser das Verdienst erworben, die drei Grundwahrheiten nachzuweisen: 1) daß die Krümmung der Wurzel und des Stengels von ihrem Wachsthum unabhängig ist; 2) daß das bewegende Organ in den weichen parenchymatosen Zellen zu suchen ist, und 3) daß die durch die Zellen bewirkte Krümmung nicht auf die Weise hervorgebracht wird, daß diejenige Seite, welche bei der Bewegung concav wird, eine Contraction erfährt und dadurch den anderen Theil des Organes zu sich herüberzieht, sondern daß im Gegentheile die Krümmung in einer Anschwellung derjenigen Seite des thätigen Organes, welche bei der Bewegung conver wird, begründet ist.

Sowohl der Stamm als die Wurzel sind nur dann fähig in der senkrechten Richtung, welche sie in Folge des Einflusses der Schwerkraft annehmen, sich zu erhalten, wenn sie entweder dem Lichte vollkommen entzogen sind, oder wenn das Licht von allen Seiten freien Zutritt zu denselben hat; wenn dagegen das Licht nur von einer Seite her die Pflanze be-

Digitized by Google

scheint, so wird dieselbe aus ihrer normalen Richtung mehr oder weniger abgelenkt.

Es ist eine alltägliche Erfahrung, daß dieses beim jungen und noch weichen Stamme in hohem Grade der Fall ist, indem dieser sich bei Pflanzen, welche nur von der einen Seite her Licht erhalten, stark gegen die Seite, von welcher das Licht einfällt, hinkrümmt. Bei Pflanzen, welche sehr empfindlich gegen das Licht sind, wie bei Keimpflänzchen von Cruciferen, welche ich in einem mit Ausnahme des unteren Endes ringsum geschlossenen, im Inneren schwarz angestrichenen Kasten, in welchen das Licht von unten her durch einen Spiegel geworfen wurde, in horizontaler Richtung aufhängte, fand ich sogar, daß durch diesen Einfluß des Lichtes die Wirkung der Schwere vollkommen überwunden werden kann, indem die Pflänzchen gezwungen wurden, ihren Stengel senkrecht nach unten zu wenden.

Diese Krümmung wird durch die verschieden gefärbten Strahlen des Spectrums, und zwar abgesehen von ihrer erleuchtenden Kraft, nicht in gleichem Maaße hervorgerufen, indem dieselbe vorzugsweise durch die Einwirkung der blauen Strahlen und nach Payer (Comptes rend. XVII.) überhaupt nur durch die zwischen F und H gelegenen Theile des Spectrums veranlaßt wird, eine Angabe, welche freilich durch die Versuche Dutrochet's (welche übrigens nicht mit Hülfe des Heliostats, sondern mit rothen Gläsern, also auf eine unvollständige Weise angestellt waren), eine Modification erleiden würde, indem nach diesen Versuchen selbst die rothen Strahlen, wenn auch in geringem Grade, eine Krümmung veranlaßten (Ann. d. sc. nat. 2. sér. XX. 329).

Daß bei dieser Krümmung die beleuchtete Seite des Stengels die thätige ist, und die convexe Seite desselben nur mechanisch der Krümmung der concaven Seite folgt, geht aus dem Umstande hervor, daß die concave Seite, wenn sie durch einen Längenschnitt von der convexen Seite getrennt wird, sich stärker, als sie es vorher gewesen, krümmt, und die convexe Seite in die gerade Richtung zurückspringt (Dutrochet, Mémoires. II. 74.).

Anmerk. Duch die zuletzt angeführte Thatsache wird die Erklärung Decandolle's, welche die Krümmung des Stammes gegen das einfallende Licht auf den ersten Anblick auf eine sehr einfache Weise zu erklären scheint, vollkommen widerlegt. Decandolle (Mémoir. d. l. société d'Arcueil. 1809. II. 104) glaubte nämlich der bekannten Erfahrung gemäß, nach welcher Pflanzen, die nur eine spärliche Beleuchtung genießen, stark in die Länge wachsen, daß bei Pflanzen, auf welche das Licht nur von einer Seite her einfällt, die schwächer beleuchtete Seite des Stengels stärker in die Länge wachse, als die beleuchtete, und deßhalb den Stengel gegen das einfallende Licht hin krümme.

Einen ähnlichen Gegensatz, wie wir ihn in Hinsicht auf die durch die Schwerkraft hervorgerufenen Bewegungen zwischen Wurzel und Stengel finden, sehen wir auch in der Abhängigkeit dieser Theile vom Lichte, indem die Wurzel sich vom Lichte wegwendet, eine Erscheinung, welche von Dutrochet zuerst an keimenden Pflänzchen von Viscum album entdeckt wurde, später in größerer Ausdehnung von Payer (Compt. rend. XVII.), Durand und Dutrochet (Ann. d. sc. nat. 3. sér. V. 65) hauptsächlich an den Wurzeln von Cruciferen und Syngenesisten durch Versuche nachgewiesen wurde, und von welcher man sich auch häufig in den Gewächshäusern an den Luftwurzeln von Cactus grandiflorus und anderen Pflanzen überzeugen kann. An aufwärts wachsenden Theilen der Pflanzen

Digitized by Google

wurde dieses Fliehen vor dem Lichte mit Sicherheit nur an den Ranken von Vitis und Ampelopsis quinquefolia, und zwar zuerst von Knight (philos. transact. 1812. 314; physiolog. papers. 164) beobachtet, während andere Ranken, welche ich in dieser Hinsicht prüfte, entweder kein entscheidendes Resultat gaben oder sich gegen das Licht hin wendeten (Ueber das Winden der Ranken u. Schlingpflanzen. 77).

Anmerk. Dutrochet behauptet zwar (Mém. II. 83), daß die Eigenschaft, vom Lichte sich wegzuwenden, dem Stamme aller Schlingpflanzen zukomme. Ich muß dieses hingegen nach meinen vielfachen Beobachtungen von Pflanzen, die mit einem klimmenden oder windenden Stamme versehen sind, für durchaus unrichtig erklären, indem sich dieselben, wie die übrigen Pflanzen zum Lichte hinziehen Bestimmte Erfahrungen fehlen mir hingegen darüber, ob (wie Dutrochet angiebt) die hakenförmige Krümmung der Stammspitze von Vitis, Corylus u. s. w., ferner die abwärts gerichtete Lage der Zweige von Fraxinus pendula der Einwirkung des Lichtes zuzuschreiben ist.

An einer irgend genügenden Erklärung der durch das Licht veranlaßten Krümmungen der Pflanzen fehlt es durchaus. Nicht einmal so viel ist ermittelt, ob diese Krümmung Folge einer Reizbarkeit des Zellgewebes, oder Folge der durch das Licht vermehrten Ausdünstung und dadurch veranlaßten Aenderung der endosmotischen Verhältnisse der Zellen ist. Gegen die letztere Annahme scheint der Umstand zu sprechen, daß diese Bewegungen eben so gut erfolgen, wenn sich die Pflanzen unter Wasser, als wenn sie in der Luft sich befinden; wenigstens haben wir bis jetzt durchaus keinen Beweis dafür, daß bei untergetauchten Pflanzen das Licht ebenso, wie bei Pflanzen, welche der Luft ausgesetzt sind, aus den beleuchteten Theilen eine Wasserausscheidung veranlaßt. Mit der Anwesenheit oder dem Mangel der grünen Farbe scheint die Krümmnng eben so wenig in Verbindung zu stehen, da die das Licht fliehenden Ranken der Weinrebe eben so gut grün gefärbt sind, als die Stengel der meisten Pflanzen und da sich die Wurzeln einiger Gewächse (von Allium Cepa und Allium sativum nach Durand und Dutrochet) dem Lichte zuwenden.

Eine Erklärung müßte natürlicherweise eben sowohl davon Rechenschaft geben, warum einzelne Theile das Licht fliehen, als warum andere sich gegen das Licht hinkrümmen; ich kann daher wohl die früheren Erklärungen, welche nur den letzteren Punkt berücksichtigten, und welche zum Theile im höchsten Grade vag waren, wie z. B. das Licht ziehe die Pflanzen an, übergehen, dagegen ist die von Dutrochet (Mém. II. 60. Ann. d. sc. nat. 3. sér. IV. 72) gegebene Erklärung zu berühren. Dutrochet leitete die Krümmung des Stengels und der Wurzel davon ab, daß die Rindenzellen der beleuchteten Seite in Folge der bekannten Wirkung des Lichtes, die Ausdünstung der Pflanzen zu steigern, einen Theil ihres Zellsaftes verlieren und sich in Folge hievon zusammenziehen. Es hänge nun von dem Baue der Rinde ab, ob dieselbe in Folge dieser Zusammenziehung sich auf die Weise krümme, daß ihre äußere Fläche concav oder conver werde, im ersteren Falle werde das beleuchtete Organ gegen das auffallende Licht zu, im zweiten Falle in entgegengesetzter Richtung gebogen. Dutrochet giebt nun an, es sei eine allgemeine Regel, daß in der Rinde aller derjenigen Stämme, welche sich gegen das Licht zu biegen, die größeren Zellen nach außen zu liegen, weßhalb, wenn ein Streifen einer solchen Rinde in Wasser gelegt werde, derselbe sich nach innen zu krümme; in Folge dieses Baues müsse eine auf diese Weise gebaute Rinde, wenn sie durch den Einfluß des Lichtes einen Theil ihrer Säfte verliere, sich nach außen zu krümmen und den Stamm nach sich ziehen. Der entgegengesetzte Bau der Rinde finde sich dagegen bei allen das Licht fliehenden Stämmen und Wurzeln. Wir wollen bei Beurtheilung dieser Theorie von dem schon oben berührten Zweifel absehen, daß es durchaus ungewiß ist, ob das Licht bei einer unter Wasser befindlichen Pflanze eine relative Saftentleerung der Zellen auf der beleuchteten Seite der Rinde bewirken kann, dagegen muß desto bestimmter hervorgehoben werden, daß die von Dutrochet angegebenen anatomischen Thatsachen vollkommen unrichtig sind, wie auch Dutrochet selbst bei diesen Angaben mit den an andern Stellen seiner Schriften angeführten anatomischen Thatsachen in Widerspruch kam. Was die Rinde des Stammes der dem Lichte zustrebenden Pflanzen anbetrifft, so ist die Angabe, daß sich dieselbe in Wasser nach innen zu krümme, aufs bestimmteste unrichtig, wovon ich mich bei einer großen Anzahl von Pflanzen und namentlich bei der von Dutrochet als Beispiel besonders hervorgehobenen Phytolacca decandra über-

Digitized by Google

zeugte, indem die Rinde aller von mir in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen sich im Wasser nach außen zu krümmt. Ebenso falsch ist es, daß die Rinde der Wurzeln sich nach außen krümmt, indem bei den meisten Wurzeln das gerade Gegentheil stattfindet. Indem aber Dutrochet, um das Fliehen der Wurzeln vor dem Lichte zu erklären, ihrer Rinde den angegebenen Bau zuschreibt, vergißt er, daß er, um die Richtung der Wurzeln nach unten zu erklären, vom Baue ihrer Rinde das gerade Gegentheil angegeben hatte. Auf diese Weise mischt er, wie ein Taschenspieler die Karten, die anatomischen Thatsachen, wie er sie im Augenblicke zur Erklärung einer Bewegung gerade nöthig hat. Außerdem hat aber Dutrochet noch eine Hülfshypothese, um die Bewegungen des Stammes zu erklären, nach welcher die fibrosen Theile des Stammes, d. h. das junge Holz, durch Aufnahme von Sauerstoff bestimmt werden, sich nach außen zu krümmen. Er giebt an, da das Licht in den grünen Rindenzellen Sauerstoffgas entwickle, so werde ein Theil desselben dem jungen Holze zugeführt und dieses unterstütze nun durch eine Krümmung die von der Rinde eingeleitete Biegung. Abgesehen davon, daß diese ganze Lehre von der Krümmung des Holzes nach Aufnahme von Sauerstoffgas auf sehr unsichern Experimenten beruht, so sprechen zwei Umstände gegen dieselbe; einmal wird die Krümmung der Pflanzen beinahe ausschließlich durch das blaue Licht hervorgerufen, allein dieses ist gerade völlig ungeeignet, um die grünen Theile zur Entwickelung von Sauerstoffgas zu bestimmen, zweitens erfolgt die Krümmung der Stengel nach Payer's Versuchen auch in Stickgas und Wasserstoffgas (Compt. rend. 1842. 26. Decbr.). Da diese angebliche Krümmung des jungen Holzes bei den Ranken von Vitis, bei den Zweigen der Hängeesche u. s. w. der Bewegung vom Lichte hinweg hinderlich wäre, so wird sie durch die Angabe eliminirt, bei diesen Pflanzen sei die junge Holzschicht so dünn und schwach, daß ihre Wirkung nicht in Betracht komme. Man sieht, der Mann wußte sich zu helfen.

Während der Stamm und die Wurzel nur dann deutliche Bewegungen zeigen, wenn sie aus ihrer normalen Stellung gebracht dieselbe wieder zu gewinnen suchen, so verhält sich dieses bei den Blättern anders, indem diesen nicht nur das Vermögen, in ihre natürliche Stellung, aus der sie künstlich entfernt wurden, wieder zurückzukehren, in sehr hohem Grade zukommt, sondern auch (mit Ausnahme der starren, lederartigen oder fleischigen Blätter) beinahe alle dünnhäutigen und namentlich die zusammengesetzten Blätter bei Tage eine andere Stellung zeigen, als bei Nacht, eine Erscheinung, welche man mit dem Ausdruck des Wachens und Schlafens derselben bezeichnet. Wie beim Stamm die senkrechte, mit der Spitze nach oben gerichtete Stellung die normale ist, so ist es beim Blatte die horizontale Lage, bei welcher seine obere, dunkler gefärbte Fläche gegen den Himmel gewendet ist; in diese Lage wird dasselbe durch den Einfluß der Schwerkraft zurückgeführt, wenn es in eine abweichende Stellung gebracht wurde, und aus derselben wird es durch den Einfluß von schief einfallendem, oder künstlich von unten nach oben geworfenem Lichte abgelenkt, indem das Blatt beständig seine obere Fläche dem Lichte entgegen zu drehen strebt.

Die Bewegungen, welche das Blatt bei diesen Gelegenheiten macht, gehen häufig in so kurzer Zeit vor sich, daß die Blätter mancher Pflanzen dem täglichen Laufe der Sonne folgen, zugleich sind diese Bewegungen sehr häufig weit ausgedehnter, als wir sie bei dem Stengel beobachten. Es ist nicht nur das Blatt im Allgemeinen zu Krümmungen seiner flächenförmig ausgedehnten Substanz in Folge der größeren Biegsamkeit derselben weit mehr befähigt, als die Achsenorgane, sondern es wird die Bewegung des ganzen Blattes noch dadurch begünstigt, daß bei einer großen Zahl von Blättern sowohl an der Basis des Blattstiels, als bei zusammengesetzten Blättern auch an der Basis jeden Blättchens aus weichem, saftigem Parenchyme bestehende Anschwellungen (Gelenke) liegen, welche wegen ihres Reichthums an Zellgewebe, und weil zu gleicher Zeit die in

Digitized by Google

die Mitte des Gelenkes zurückgetretenen Gefäßbündel der Krümmung desselben nur einen geringen Widerstand entgegensetzen können, einer weit stärkeren Krümmung als die übrigen stengelartigen Theile fähig sind.

Daß die mit dem Ausdruck des Wachens und Schlafens bezeichneten verschiedenen Stellungen durch den abwechselnden Einfluß und Mangel des Lichtes hervorgerufen werden und daß bei denselben die mit Eintritt der Nacht sinkende Temperatur und zunehmende Feuchtigkeit der Luft keine wesentliche Rolle spielen, wurde vorzugsweise durch die Versuche von Decandolle bewiesen, welchem es gelang, durch künstliche Beleuchtung der Pflanzen während der Nacht und Dunkelhalten derselben während des Tages die Perioden ihres Wachens und Schlafens in die entgegengesetzten umzuwandeln. Ebenso ist bei sehr empfindlichen Pflanzen schon eine nur kurze Zeit anhaltende künstliche Abhaltung des Lichtes, oder die düstere Beleuchtung, wie sie während einer starken Sonnenfinsterniß stattfindet, hinreichend, die Blätter zum Einschlafen zu bringen, wie umgekehrt bei manchen Pflanzen, namentlich den verschiedenen Arten von Oxalis, es des hellen Sonnenscheins bedarf, wenn sie ihre Blätter vollständig ausbreiten sollen.

Die Bewegungen, welche die Blätter beim Einschlafen vornehmen, sind bei verschiedenen Pflanzen höchst verschieden, bestehen bald in Senkung, bald in Hebung des Blattes, bei den zusammengesetzten Blättern zugleich in Senkung, Hebung oder Drehung, zuweilen in Zusammenfaltung der Blättchen; im Allgemeinen zeigen die Blätter während des Schlafes eine geringere Ausbreitung, als bei Tage, ohne daß man jedoch mit E. Meyer sagen kann, daß sie immer in diejenige Lage, welche sie in der Knospe hatten, zurückzukehren suchen, indem nicht selten, z. B. bei Oxalis, die Lage des schlafenden Blattes wesentlich von seiner Lage in der Knospe abweicht. Durch den Ausdruck des Schlafes darf man sich auch nicht zu der Annahme verleiten lassen, daß die Bewegungen, mittelst deren die Blätter in die nächtliche Lage übergehen, auf einer Erschlaffung beruhen, indem im Gegentheil die Stellen, von welchen die Bewegung ausgeht, also namentlich die Gelenke, sich beim schlafenden Blatte in einer bedeutenden Spannung befinden.

Analoge Lagenveränderungen, wie die Blätter, zeigen auch die Blüthen von einer Masse von Pflanzen bei Nacht, indem die Blumenkronen sich zusammenfalten, bei Syngenesisten die Blüthenköpfchen sich schließen u. s. w. Auch hier gelang es durch künstliche Beleuchtung die Zeit des Wachens und Schlafens in die entgegengesetzte zu verwandeln (Meyen, Physiol. III. 495).

So unzweifelhaft die Bewegungen des Schlafens und Wachens sowohl bei Blättern als Blüthen von dem Einfluß des Lichtes abhängig sind, so finden sie doch nicht immer in der Art statt, daß Morgens, wenn die Tageshelle einen bestimmten Grad erreicht hat, das Aufwachen erfolgt, und Abends, wenn die Dämmerung bis zu demselben Helligkeitsgrade zugenommen hat, das Einschlafen eintritt, sondern häufig geht das Aufwachen der Morgendämmerung um mehrere Stunden voraus (z. B. bei den Blättern von Mimosa pudica), während das Einschlafen noch bei ziemlich hellem Tage beginnt. Dieses Verhältniß tritt in noch auffallenderem Grade, als bei den Blättern, bei vielen Blüthen ein. Im Allgemeinen richtet sich zwar das Geöffnetsein der Blüthen nach der Beleuchtung, so daß die Mehrzahl derselben sich Morgens von 6 — 7 Uhr öffnet, und

Digitized by Google

Abends von 6 — 7 Uhr schließt, allein bei manchen Blüthen erfolgt das Oeffnen schon bei dem ersten Beginnen der Morgendämmerung, während das Einschlafen zum Theil schon vor Mittag oder wenigstens in den ersten Nachmittagsstunden beginnt; umgekehrt ist wieder bei anderen eine längere Beleuchtung durch die Sonne nöthig, um sie zum Oeffnen zu bringen weßhalb sich die Blüthen verschiedener Pflanzenarten in den verschiedenen Morgenstunden bis gegen Mittag hin öffnen, auf welche Eigenthümlichkeiten Linné seine Blumenuhr gründete. Diese Verschiedenheiten mögen theilweise außer der Abhängigkeit vom Lichte auch noch in dem Umstande begründet sein, daß jede Pflanzenart eines gewissen Temperaturgrades bedarf, um ihre Blüthen zu öffnen (vergl. Fritsch, Sitzungsberichte der Akademie zu Wien. Sitzung v. 10. Jan. 1850). Bei den Blüthen mancher Pflanzen kommt die auffallende Abweichung vor, daß sich dieselben erst Abends öffnen, um Mitternacht ihre volle Ausbreitung erreichen und sich Morgens wieder schließen, eine Erscheinung, von welcher wir bei den Blättern kein Gegenstück kennen; vielleicht ist diese Erscheinung dem Umstande analog, daß die Ranken von Vitis sich vom Lichte wegwenden.

Anmerk. Da die weit einfacheren Bewegungen, welche die Einwirkung des Lichtes bei den Stengeln und Wurzeln hervorruft, noch keine genügende Erklärung gefunden haben, so dürfen wir noch weit weniger erwarten, daß die Versuche, die Bewegungen der Blätter und Blüthen zu erklären, gelungen sind. Bei der Ausbildung des Zellgewebes an den Gelenken der Blätter ist es leichter als bei den Achsenorganen der Pflanzen nachzuweisen, daß die Bewegungen der Pflanzen nicht (wie von Malpighi an bis auf Link alle Physiologen, offenbar verleitet durch eine unrichtige Analogie zwischen den pflanzlichen Bewegungen und den auf Contraction der Muskelfasern beruhenden Bewegungen der Thiere, angenommen hatten) in Contraction der Spiralgefäße oder der verlängerten Zellen, sondern in Krümmung des parenchymatosen Zellgewebes begründet sind. Es bedarf, um dieses nachzuweisen, nur des leicht auszuführenden Versuches, an einem mit einem deutlichen Wulste versehenen Gelenke eines Blattes das Zellgewebe mit Schonung der Holzbündel wegzuschneiden; diese Operation hat Lähmung des Blattes zur Folge. Auf diese Thatsache beschränkt sich aber im Wesentlichen unsere ganze Kenntniß. Es ist nämlich, so viel auch über den Pflanzenschlaf geschrieben wurde, noch durchaus nicht genügend ermittelt, auf welche Weise das Licht auf das Zellgewebe wirkt, ob dasselbe, wie Treviranus (Phys. II. 750) annimmt, in Folge einer Reizbarkeit des Zellgewebes die Thätigkeit desselben erregt, oder ob, wie Dutrochet glaubt, durch die unter dem Einflusse des Lichtes eintretende Ausscheidung von Sauerstoffgas ein vermehrtes Aufsteigen der Säfte und durch dieses eine Turgescenz des Zellgewebes eingeleitet wird (Mémoir. I. 525), oder ob umgekehrt, wie Dassen annimmt, Ueberfluß an rohen Säften die nächtliche Stellung herbeiführt, oder ob, wie Macaire glaubt, die unter Ausscheidung von Sauerstoffgas im Lichte stattfindende Aufnahme von Kohlenstoff als Ursache der Bewegung zu betrachten ist; namentlich ist auch bis jetzt durch anatomische Untersuchungen die Abweichung in der Bewegung der Blätter, von welchen sich die einen beim Einschlafen senken, die anderen dagegen erheben, auf keine bestimmte Organisationsverschiedenheiten zurückgeführt. Es hat sich zwar Dutrochet (Mém. I. 469) viele Mühe gegeben, durch anatomische Untersuchungen von Blättern und Blüthen den Grund ihrer Schlafbewegungen auszumitteln, wobei er zu ähnlichen Resultaten gelangte, wie bei seinen oben angeführten Untersuchungen der Achsenorgane, indem er außer dem krümmungsfähigen Zellgewebe auch eine durch Sauerstoffaufnahme eingeleitete Krümmung des jungen fibrosen Gewebes zu finden glaubte; eine nähere Auseinandersetzung seiner Ansichten scheint mir dagegen überflüssig zu sein. Es wurde schon von andern Seiten über diese Arbeit von Dutrochet die Klage geführt, daß sie unverständlich sei, ich möchte ihr weniger diesen Vorwurf machen, als den, daß mit der Complication der zu erklärenden Erscheinungen auch in demselben Verhältnisse die Inconsequenz des Verfassers und die Willkür, mit welcher er unbegründete Thatsachen hinstellte, über welche ich schon oben Klage führte, zugenommen habe. Es steht hier dem experimentirenden Physiologen noch ein weites, aber schwieriges Feld offen.

Digitized by Google

Außer der beschriebenen, von materiellen äußeren Einflüssen unabhängigen Bewegungen kommen noch bei einer Reihe von Gewächsen an einzelnen Organen besondere Bewegungen vor, welche nur auf Einwirkung zufällig einwirkender Reize eintreten, weßhalb man diesen Gewächsen eine Reizbarkeit, Irritabilität, zuschreibt.

Anmerk. Solche Irritabilitätserscheinungen finden sich an den Blättern einer nicht sehr großen Anzahl von Pflanzen aus den Familien der Leguminosen, Oralideen und Droseraceen. Unter den Leguminosen sind es vorzugsweise der Gattung Mimosa angehörige Pflanzen, von welchen vor allen Mimosa pudica Gegenstand genauerer Beobachtungen wurde, ferner die verschiedenen Arten von Robinia, einige Arten von Aeschinomene, Smithia und Desmanthus; in der Familie der Oralideen besitzen wahrscheinlich alle Pflanzen mehr oder weniger deutliche Spuren von Reizbarkeit, in hohem Grade jedoch nur das mit gefiederten Blättern versehene Biophytum sensitivum; unter den Droseraceen sind die Blätter von Dionaea muscipula mit einer höchst ausgezeichneten Reizbarkeit versehen, während unsere einheimischen Arten von Drosera nur Spuren derselben zeigen.

Eine träge Reizbarkeit kommt meiner Ansicht nach dem Stengel der Schlingpflanzen und den Ranken zu.

Die gleiche Eigenschaft zeigt sich ferner an den Staubfäden aller Arten von Berberis und Mahonia, von Sparmannia africana, von manchen Arten von Cactus, Cistus, von manchen Pflanzen aus der Abtheilung der Cinarocephalae, ferner an den Narben von Martynia, Mimulus, am Griffel von Goldfussia anisophylla, an der Griffelsäule von Stylidium.

Unter den mit reizbaren Organen versehenen Gewächsen war vorzugsweise Mimosa pudica der Gegenstand wiederholter Untersuchungen. Der gemeinschaftliche Blattstiel dieser Pflanze ist durch ein stark angeschwollenes Gelenke mit dem Stamme verbunden, ähnliche Gelenke finden sich an der Basis der secundären Blattstiele und der einzelnen Blättchen. Auf eine stärkere Reizung z. B. eine Erschütterung senkt sich das ganze Blatt durch Biegung des am unteren Ende des gemeinschaftlichen Blattstiels gelegenen Gelenkes, nähern sich die secundären Blattstiele einander und legen sich die Blättchen, indem sie sich nach vorn und oben drehen, dachziegelförmig über den secundären Blattstielen zusammen, so daß das ganze Blatt die Lage des schlafenden Blattes annimmt, was Veranlassung gab, daß früher allgemein diese Bewegung für die gleiche, wie sie beim Einschlafen des Blattes erfolgt, gehalten wurde, was in mehrfacher Beziehung unrichtig war.

Die Bewegung des Blattstielgelenkes kann durch unmittelbare Reizung desselben hervorgerufen werden, es muß jedoch der Reiz auf die untere, bei der Bewegung concav werdende Seite des Gelenkes einwirken; an dieser Stelle hat schon eine leise Berührung des Gelenkes eine Senkung des Blattes zur Folge, während starke Reizung, selbst Verwundung der oberen Gelenkseite ohne alle Wirkung bleibt. Außerdem kann aber auch ein Reiz, welcher auf eine andere Stelle der Pflanze eingewirkt hatte, wenn er hinreichend stark ist, sich auf das Gelenk fortpflanzen und dasselbe zur Bewegung bringen.

Das Gelenk besteht aus einer Anhäufung von parenchymatosen, Chlorophyll enthaltenden Zellen, von welchen jede eine größere oder kleinere kugelförmige Masse von einer das Licht stark brechenden Substanz (Oel?) enthält. Die letztere Substanz scheint übrigens nicht wesentlich zu sein, da sie in den Zellen anderer reizbarer Organe fehlt. Durch die Mitte des Gelenkes verlaufen die in den Blattstiel eintretenden Gefäßbündel in einen verhältnißmäßig dünnen Strang vereinigt. Diese anatomischen Verhält-

Digitized by Google

nisse haben durchaus nichts Eigenthümliches, sondern sind vollkommen die gleichen, wie sie bei vielen anderen, nicht reizbaren Pflanzen sich finden. Für wesentlich ist nur der Umstand zu erachten, daß das in verhältnißmäßig großer Menge vorhandene parenchymatose Zellgewebe einen bedeutenden Turgor zeigt, so daß es einen größeren Raum einzunehmen strebt, als ihm die mechanischen Verhältnisse, in denen es sich befindet, gestatten. Wenn man mitten aus dem Gelenke der Länge nach eine Platte ausschneidet, welche also in ihrer Mitte aus dem Holzbündel und zu beiden Seiten aus einer Schichte des parenchymatosen Zellgewebes besteht, und wenn man nun diese Platte der Länge nach in drei Streifen zerschneidet, von welchen der mittlere aus dem Gefäßbündel, die seitlichen aus Zellgewebe bestehen, so dehnen sich die letzteren Stücke sogleich um etwa ⅓ ihrer Länge nach aus, woraus man sieht, daß der centrale Gefäßbündel im Verhältniß zur turgescirenden Zellgewebsmasse des Gelenkes zu kurz ist, und daß die letztere im unverletzten Gelenke in der Richtung der Längenachse des Gelenkes zusammengedrückt ist.

Anmerk. Nach der Darstellung von Dutrochet (Recherch. sur la structure intime des animaux et des végétaux. 1824. Nouvelles recherches sur l'endosmose. 1828) und Brücke (Müller's Archiv für Anatom. u. Physiol. 1848. 434) besitzt das Zellgewebe sowohl der oberen als der unteren Seite des Gelenkes die Neigung sich stark nach innen zu krümmen. Ich finde dieses nicht bestätigt. Allerdings, wenn mit der innern Seite der vorhin beschriebenen Zellgewebsplatte noch ein Streifen des Gefäßbündels verbunden ist, so kann nur die nach außen gelegene Seite des Zellgewebes sich ausdehnen, wogegen die innere durch den straffen Gefäßbündel an dieser Expansion gehindert ist; unter diesen Umständen muß natürlicherweise eine Krümmung der ganzen Platte nach innen erfolgen.

Im unverletzten Gelenke hält die Ausdehnung des Zellgewebes der oberen Seite der Ausdehnung des die untere Seite bildenden Zellgewebes das Gleichgewicht, wodurch eine Krümmung des Ganzen vermieden wird. Wird nun vom Gelenke eines noch am Stamm befindlichen Blattes das Zellgewebe der oberen Seite bis auf den centralen Gefäßbündel weggeschnitten, so kann das seines Antagonisten beraubte Zellgewebe der unteren Seite seiner Ausdehnung folgen und es wird durch dasselbe das Blatt sogleich steil in die Höhe gedrückt; das Umgekehrte erfolgt, wenn das Zellgewebe der unteren Seite entfernt wird.

Anmerk. Dieser Fundamentalversuch, welcher zuerst über das anatomische System, durch welches die Bewegungen der Pflanzen vermittelt werden, Licht verbreitete, wurde schon im Jahre 1790 von Lindsay angestellt, kam aber wieder in Vergessenheit, so daß die durch denselben begründete Entdeckung zum zweitenmale von Dutrochet (Sur la structure intime. 1824) gemacht wurde.

Nach der gewöhnlichen Angabe, welche sich auf die Versuche von Dutrochet stützt, verliert ein auf die angegebene Weise der einen Seite seines Gelenkwulstes beraubtes Blatt seine Bewegungsfähigkeit vollkommen, und es soll dasselbe nach der Entfernung der unteren Zellgewebspartie seines Gelenkes sich nicht mehr erheben, nach der Entfernung der oberen sich nicht mehr senken können. Dieses ist jedoch, wie Brücke (l. c 452) mit Recht bemerkt, nicht ganz richtig, indem ein solches Blatt die Bewegungen des Wachens und Schlafens, wenn gleich in sehr vermindertem Maaße (namentlich wenn das Zellgewebe der unteren Gelenkseite entfernt wurde) noch ausführt, und auch, wie weiter unten ausgeführt werden wird, seine Reizbarkeit nicht völlig verloren hat.

Es ist klar, daß die Bewegungen eines Blattes nach aufwärts und

Digitized by Google

abwärts, welche auf einseitiger Anschwellung des Gelenkzellgewebes beruhen, auf mehrfache Weise erfolgen können. Einmal muß eine Krümmung nach abwärts erfolgen, wenn das Zellgewebe der oberen Seite anschwillt und dadurch über das Zellgewebe der unteren Seite das Uebergewicht bekommt und dasselbe zusammendrückt, und umgekehrt muß sich das Blatt bei Anschwellung des Zellgewebes der unteren Seite heben; anderntheils muß derselbe Erfolg eintreten, wenn das Zellgewebe der einen Seite erschlafft und in Folge hiervon das Zellgewebe der entgegengesetzten Seite Gelegenheit erhält, seiner natürlichen Neigung sich auszudehnen folgen zu können. Möglicherweise könnten auch diese beiden Vorgänge zugleich vorhanden sein.

Aus der fälschlicherweise angenommenen Unbeweglichkeit eines Blattes, welchem das Zellgewebe auf der einen Seite seines Gelenkes abgeschnitten wurde, zog Dutrochet (Nouvelles recherches sur l'endosmose. 47) den Schluß, daß die Bewegungen des Blattes immer auf die Weise vor sich gehen, daß das Zellgewebe derjenigen Gelenkseite, welche bei der Bewegung convex wird, sich activ ausdehne, und daß das Zellgewebe derjenigen Seite, welche bei der Bewegung concav wird, sich vollständig passiv verhalte. Die Thatsache, auf welche sich dieser Schluß stützt, ist jedoch, wie schon bemerkt, nicht vollständig richtig. Es richtet sich allerdings ein Blatt, von dessen Gelenke die obere Seite abgeschnitten wurde, sogleich steil in die Höhe, allein es verharrt in dieser Lage nicht, sondern es beginnt nach einigen Tagen seine Schlafbewegungen (Senkung und Hebung), wenn auch in vermindertem Grade, wieder auszuführen. Es ist also deutlich, daß die Anschwellung der unteren Seite seines Gelenkes, welche wegen Entfernung ihres Antagonisten einseitig hervortritt, zwar im Allgemeinen das Blatt höher als im natürlichen Zustande hebt, daß aber diese Anschwellung keine constante ist, sondern eine tägliche Zunahme und Abnahme erfährt. Das gleiche Verhältniß zeigt sich (jedoch in vermindertem Grade) nach Wegnahme der unteren Gelenkseite. Wir müssen hieraus schließen, daß bei der Hebung und Senkung des Blattes zwar die Anschwellung der einen Seite des Gelenkes die Hauptrolle spielt, daß aber bei dieser Bewegung die entgegengesetzte Seite ebenfalls eine Veränderung, und zwar eine Erschlaffung, erleidet.

War die angeführte Ansicht Dutrochet's in Hinsicht auf die Schlafbewegungen nicht ganz richtig, so war sie es noch weniger in Hinsicht auf die Reizungsbewegungen. Es ist klar, daß, wenn die auf einen Reiz eintretende Senkung des Blattes darin begründet ist, daß die obere Seite des Gelenkes sich activ ausdehnt und den Widerstand der unteren Seite überwindet, die Spannung im ganzen Gelenke zunehmen und das letztere straffer werden muß. Nun zeigte aber Brücke (l. c. 440), daß das Gelenke eines gereizten Blattes mit der Senkung desselben in einem nicht unbedeutenden Grade schlaffer wird; wir müssen deßhalb annehmen, daß die auf einen Reiz eintretende Bewegung nicht auf einer gesteigerten Ausdehnung der oberen Seite des Gelenkes, sondern vorzugsweise auf Erschlaffung seiner unteren Seite beruht. Hiefür spricht auch der Umstand, daß ein Blatt, an dessen Gelenke die obere Seite weggeschnitten wurde, auf einen Reiz sich (wenn gleich schwächer, als ein unverletztes Blatt) senkt, was unmöglich wäre, wenn die Bewegung nur von der oberen Seite ausginge.

Diese Erschlaffung findet, wie Brücke ebenfalls zeigte, bei einem schlafenden Blatte entweder gar nicht, oder wenigstens in weit schwächerem Grade, als bei einem gereizten Blatte, statt. Hieraus erhellt, auf was ich

Digitized by Google

schon früher (Ueber die Reizbarkeit der Blätter von Robinia, in meinen Verm. Schriften) aus andern Gründen aufmerksam machte, daß die Reizungsbewegung nicht mit der Schlafbewegung identisch ist. Es spricht hierfür auch der Umstand, daß ein schlafendes Mimosenblatt für einen Reiz zum mindesten ebenso empfindlich wie ein wachendes ist und die Reizungsbewegungen sehr rasch und in eben so großer Ausdehnung vornimmt.

Ueber den innern Vorgang, auf welchem die durch eine Reizung veranlaßte Erschlaffung der untern Gelenkhälfte beruht, ob, wie Brücke vermuthet, mir dagegen höchst unwahrscheinlich vorkommt, ein Theil des Zellsaftes in die Intercellulargänge austritt, oder ob eine Erschlaffung der Zellwandung stattfindet, wissen wir einfach nichts.

Anmerk. Dutrochet hat seine vorhin angeführte Theorie über die Senkung eines gereizten Mimosenblattes später (Mémoires I. 537) wieder zurückgenommen und die Ansicht aufgestellt, daß diese Bewegung nach unten nicht auf Anschwellung des Zellgewebes der oberen Gelenkseite, sondern auf Krümmung der jüngeren Holzschichten beruhe, welche in Folge der Reizung auf eine nicht weiter erklärbare Weise Sauerstoff aus ihrer Umgebung aufnehmen und dadurch veranlaßt werden, sich nach unten zu krümmen. Nach kurzer Zeit höre, aus ebenfalls unbekannten Gründen, diese Oxydation des fibrosen Gewebes wieder auf, es trete die Krümmungsfähigkeit des Zellgewebes wieder in Wirksamkeit und bewirke die Erhebung des Blattes. Abgesehen von der Willkürlichkeit dieser ganzen Erklärung liegt in den Versuchen von Brücke, nach welchen die Senkung des Blattes mit einer Erschlaffung des Gelenkes verbunden ist, ein Beweis gegen diese Dutrochet'sche Theorie, indem, wenn das Gelenk durch die Krümmung des Holzbündels gebogen würde, das Zellgewebe der untern Gelenkseite stark zusammengedruckt und dadurch die Spannung des Gelenkes eher vermehrt als vermindert werden müßte.

Empfindlich ist das Blatt einer Mimosa für Reize jeglicher Art; Erschütterung, Verwundung, Brennen, Berührung von reizenden Flüssigkeiten, elektrische Schläge u. s. w. wirken alle auf gleiche Weise. Rasche Wiederholung einer Reizung erschöpft die Empfänglichkeit für dieselbe ziemlich schnell. Je kräftiger die Vegetation der Pflanze ist, in je höherer Temperatur sich dieselbe befindet, desto reizbarer ist dieselbe.

Wie schon oben bemerkt wurde, ist es zum Eintritt einer Reizungsbewegung nicht nothwendig erforderlich, daß das Gelenk des Blattes unmittelbar gereizt wird, sondern es wird die Wirkung eines auf eine entfernte Stelle einwirkenden Reizes zum Gelenke weiter geleitet, wobei es von der Reizbarkeit der ganzen Pflanze und von der Stärke des Reizes abhängt, ob von dem gereizten Punkte aus die Reizung sich eine kürzere oder längere Strecke weit verbreitet. In Beziehung auf diese Fortleitung des Reizes ging aus den Untersuchungen von Dutrochet und Meyen das Resultat hervor, daß dieselbe nicht durch das parenchymatose Zellgewebe, sondern durch die Gefäßbündel vermittelt wird; es wird nämlich auf der einen Seite durch das Abschneiden der Gefaßbündel die Fortleitung des Reizes unterbrochen, und auf der andern Seite hat Verwundung der Rinde, wenn der Schnitt nicht in das Holz eindringt, keine Bewegung der Blätter zur Folge. Diese Fortleitung ist eine verhältnißmäßig langsame; nach den Messungen von Dutrochet beträgt sie im Blattstiele 8 — 14 Millimeter, im Stengel nur 2 — 3 Millimeter in einer Secunde.

Die Untersuchung der übrigen reizbaren Pflanzen, der Blätter von Dionaea, Oxalis, Robinia, der Staubfäden von Berberis, Cactus u. s. w., lieferten keine Resultate, welche dem über Mimosa Angeführten etwas Wesentliches beizufügen erlaubten. Als bewegendes Organ fand sich immer ein reichliches parenchymatoses Zellgewebe, welches aber in

Digitized by Google

seinen sichtbaren Eigenschaften nicht vom gewöhnlichen Zellgewebe abweicht, und dessen Inhalt ebenfalls nichts Charakteristisches zeigte, indem er aus den verschiedensten Substanzen, Amylum, Chlorophyll u. s. w. bestand, so daß wohl die Vermuthung nicht zu keck ist, es möchte die Reizbarkeit eine dem Zellgewebe überhaupt zukommende Eigenschaft sein, welche sich aber nur, wenn sie in höherem Grade entwickelt ist, und wenn besonders günstige Verhältnisse im Baue eines Organes vorhanden sind, deutlich zu äußern vermöge. Ganz allgemein scheint das bei Mimosa so deutlich ausgesprochene Verhältniß zu sein, daß diejenige Seite des reizbaren Organes, welche bei der Bewegung concav wird, allein zur Aufnahme des Reizes geeignet, die entgegengesetzte Seite völlig unempfindlich ist; wenigstens ist bei den Blättern von Dionaea, den Staubfäden von Berberis und bei den Ranken dieses Verhältniß auf gleiche Weise vorhanden.

In der Mehrzahl der Fälle ist die Bewegung einer reizbaren Pflanze, wenn dieselbe durch den angebrachten Reiz nicht materiell verletzt wurde, eine schnell vorübergehende. Ueber die Wirkungen fortdauernder Reizung sind wenige Erfahrungen gemacht. Daß eine Gewöhnung an einen schwachen Reiz eintreten kann, dafür liefert ein Versuch von Desfontaines den Beweis: es führte derselbe eine Mimosa in einem Wagen mit sich, wobei sich dieselbe in kurzer Zeit an die rüttelnde Bewegung gewöhnte und ihre Blätter, welche sie anfänglich zusammengefaltet hatte, wieder ausbreitete. Anders verhält es sich bei den Ranken und Schlingpflanzen, welche sich, wenn sie mit einem fremden Körper zusammentreffen, an der Berührungsstelle krümmen und auf diese Weise die Stütze theilweise umfassen. Eine Rückkehr in die frühere Lage ist nun nicht mehr möglich, indem in Folge dieser Krümmung eine oberhalb des zuerst gereizten Punktes liegende Stelle der Ranke oder des windenden Stammes mit der Stütze in Berührung gebracht, dadurch ebenfalls zur Krümmung gereizt wird und auf diese Weise die Krümmungsbewegung von unten nach oben an der Pflanze weiterschreitet, bis sich dieselbe ihrer ganzen Länge nach um die Stütze herumgewunden hat.

Anmerk. Diese von mir (Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen) aufgestellte Ansicht, daß das Umschlingen der Stütze die Folge einer durch Berührung erregbaren Reizbarkeit sei, hat sich gerade keines besondern Beifalles zu rühmen gehabt, dennoch finde ich nicht, daß Besseres an ihre Stelle gesetzt worden ist. Wenn Treviranus (Physiol. II. 746) sagt, es liege dieser Erscheinung eine langsam und träge wirkende Elasticität, die vorzugsweise durch Berührung fremder Körper in Thätigkeit gesetzt werde, zu Grunde, so muß ich gestehen, daß mir der Sinn dieser Worte vollkommen unverständlich ist, und wenn Schleiden (Grundzüge. 2. Ausg. II. 543.) angiebt, es sei ein Wachsthumphänomen, welches die Richtung, nämlich die eigentliche Form der Ranken und das Wachsen der Schlingpflanzen bestimme, so scheint er einfach die Thatsachen, welche hier in Betracht kommen, nicht zu kennen, indem jede genauere Beobachtung der Ranken und Schlingpflanzen zeigt, daß das Umschlingen der Stütze eine von dem Wachsthum völlig unabhängige Erscheinung ist.

Zum Eintreten aller im bisherigen angeführten Bewegungen ist die äußere Einwirkung ponderabler oder imponderabler Agentien nothwendig; außerdem kommen aber in einzelnen Fällen auch Bewegungen vor, welche, wenigstens so weit die bisherigen Erfahrungen reichen, von äußeren Einflüssen völlig unabhängig sind.

Es galt für eine räthselhafte Erscheinung, daß eine Schlingpflanze, welche einen oder auch mehrere Fuße von einer Stütze entfernt steht, dieselbe erreicht, um an ihr hinaufzuwachsen; man suchte den Grund hievon

Digitized by Google

bald in einer geheimnißvollen Fähigkeit dieser Pflanzen, die Stützen aufzusuchen, bald in ihrer vorgeblichen Eigenschaft, sich vom Lichte wegzuwenden u. s. w., die Sache erklärt sich aber auf eine höchst einfache Weise aus einer eigenthümlichen, dem Stamme dieser Pflanzen zukommenden Bewegung. Die jüngern Internodien der windenden Stämme sind vollkommen gerade, und ihre Gefäßbündel verlaufen, wie die Gefäßbündel anderer Stämme, parallel mit der Achse des Stammes; wenn dagegen ein Internodium ein gewisses Alter erreicht hat, so beginnt in demselben eine Drehung (je nach der Pflanzenart nach rechts oder nach links) um die eigene Achse, in deren Folge die Gefäßbündel einen spiraligen Verlauf erhalten. Diese Drehung findet in jedem einzelnen Zeitabschnitte nur an einem kurzen Stammstücke statt, ergreift aber allmälig von unten nach oben weiterschreitend einen Theil des Stammes nach dem andern, ohne je wieder rückläufig zu werden. Der obere Theil dieser immer schlank gewachsenen und sehr biegsamen Stämme hängt bogenförmig über und wird, indem er der Drehung des untern Theiles folgen muß, wie der Zeiger einer Uhr, beständig im Kreise herumgeführt; steht nun innerhalb des von der Stammspitze beschriebenen Kreises ein fester Körper, so wird der Stamm an diesen angedrückt, es wird an der Berührungsstelle die ihm eigenthümliche Reizbarkeit erregt und dadurch das Umschlingen der Stütze eingeleitet (Vergl. wegen der näheren hierbei statt findenden Vorgänge meine Schrift über das Winden der Ranken und Schlingpflanzen). Eine Erklärung dieser Bewegungen und des Umstandes, daß sie bei jeder Pflanzenart sehr constant, entweder nach rechts oder nach links vor sich gehen, besitzen wir bis jetzt nicht, dagegen ist nicht zu bezweifeln, daß auch hier die Bewegung vom parenchymatosen Zellgewebe ausgeht, da der ganze sichtbare Unterschied zwischen dem Stamme der Schlingpflanzen und dem anderer Gewächse auf der relativen Menge von saftigem Zellgewebe bei dem ersteren beruht und da bei manchen Pflanzen, z. B. bei Cynanchum Vincetoxicum, der Stamm desto eher sich windet, in je höherem Grade durch schattigen und feuchten Standort seine Succulenz begünstigt wird.

Anmerk. Mit dem Umschlingen der Stütze hat die beschriebene Kreisbewegung der Stämme gar nichts zu thun, es wird sogar derjenige Theil des Stengels, welcher die Torsion erlitten hat, unfähig, sich um eine Stütze zu winden und es findet die Krümmungsbewegung, welche das Umschlingen veranlaßt, nur an den jüngeren Theilen des Stammes, deren Fasern noch einen geraden Verlauf haben, statt. Es mag dieses nicht nur darin begründet sein, daß der jüngere Theil des Stammes der weichere, saftigere und eben dadurch der beweglichere ist, sondern vorzugsweise in dem Umstande, daß am älteren gedrehten Theile des Stammes das Zellgewebe der Rinde im Verhältnisse zu dem der Achse näher gelegenen Theilen bereits eine beträchtliche Längenausdehnung erreicht hat.

Ob die Bewegungen, welche Dutrochet (Ann. d. sc. nat. 2. sér. XX. 306) am Stamme von Pisum sativum beobachtete, mit den beschriebenen Kreisbewegungen der Schlingpflanzen, mit welchen Dutrochet, wie ich in der Bot. Zeitung 1845. 118. zeigte, nur sehr unvollständig bekannt war, identisch sind, oder ob sie, wie es aus seiner Beschreibung zu erhellen scheint, auf einer nicht mit Torsion verbundenen Nutation des Stammes beruhen, kann ich nicht bestimmen, indem ich diese Beobachtungen bis jetzt nicht wiederholte.

Auch bei den Ranken kommt eine nicht durch äußere Einflüsse hervorgerufene Bewegung vor, welche ebenfalls, jedoch in minderem Grade als die Kreisbewegungen der Schlingpflanzen geeignet ist, dieselben mit fremden Körpern in Berührung zu bringen. Wenn nämlich eine Ranke ihr volles Längenwachsthum erreicht hat, bis zu welchem Zeitpunkte sie ge-

Digitized by Google

rade gestreckt ist, so windet sie sich von ihrer Spitze gegen ihre Basis zu spiralförmig auf die Weise zusammen, daß ihre obere Seite die äußere Seite der Spirale bildet. Wenn durch diese Bewegung die Ranke mit einem fremden Körper in Berührung gebracht wird, so wird an der Berührungsstelle die Reizbarkeit derselben erregt, und es beginnt das oben besprochene Umschlingen der Stütze, welches in der Richtung von unten nach oben an der Ranke weiterschreitet.

In höherem Grade als diese Bewegungen der Ranken und Schlingpflanzen erregten die Bewegungen der Blätter von Hedysarum gyrans die Aufmerksamkeit der Naturforscher. Diese Pflanze besitzt dreizählige Blätter; das Mittelblättchen zeigt, indem es sich bei Nacht senkt und bei Tage erhebt, die gewöhnlichen Schlafbewegungen, die sehr kleinen Seitenblättchen dagegen befinden sich Tag und Nacht in einer ruckweisen Bewegung, durch welche sie abwechselnd gehoben und gesenkt werden. Aehnliche Bewegungen zeigen auch die Seitenblättchen von Hedysarum gyroides, nach der Angabe von Mirbel auch die von H. vespertilionis, und nach der Angabe von Nuttal (genera of n. american. plants. II. 110), die von H. cuspidatum und wahrscheinlich auch von H. laevigatum. Wenige Pflanzen wurden wegen einer physiologischen Eigenthümlichkeit so vielfach beobachtet, wie Hedysarum gyrans, leider sind aber alle Versuche, eine annehmbare Erklärung ihrer Bewegungen zu geben, fruchtlos geblieben.

Eine ähnliche, ohne äußere Veranlassung stattfindende Bewegung wurde von Lindley an der Honiglippe einer Orchidee, des Megaclinium falcatum entdeckt und von Morren genauer beobachtet (Ann. d. sc. nat. 2. sér. XIX. 91). Diese Bewegungb esteht in einer in Perioden von einigen Minuten sich wiederholenden langsamen Senkung und Erhebung der Honiglippe. Aus der anatomischen Untersuchung Morren's geht hervor, daß diese Bewegung in einer abwechselnden Anschwellung bald der obern bald der untern Partie des Zellgewebes, welches den Stiel der Honiglippe bildet, begründet sein muß; die Ursache dieser Anschwellungen blieb aber eben so dunkel, wie bei den Bewegungen der Blätter von Hedysarum gyrans.

Hugo v. Mohl.

Erklärung der Kupfertafel I.

Fig. 1 — 6. Conferva glomerata.

Fig. 1. Spitze der Pflanze. — *a*. Endzelle. — *b*. beginnende Verästelung einer Zelle. — *c*. weiter vorgeschrittene Verästelung, an ihrer Basis der Anfang von der Bildung einer Scheidewand. — *d*. vollkommen ausgebildete Scheidewand *e*. Verlängerung der einen Ast bildenden Zelle auf das Doppelte einer Zellenlänge und Beginn der Scheidewandbildung in ihrer Mitte.

Fig. 2. Endzelle, aufs Doppelte verlängert, mit unvollkommener Scheidewand in der Mitte.

Fig. 3. Zusammenschnürung des Zelleninhaltes durch die halb vollendete Scheidewand.

Fig. 4. Halb vollendete Scheidewand, in welcher bereits eine starke Ablagerung von der Cellulosemembran stattgefunden hat.

Digitized by Google

Fig. 5. Eine beginnende Scheidewand nach Einwirkung einer Säure, welche veranlaßte, daß sich sowohl der Primordialschlauch (*a*) als der Zelleninhalt (*b*) zusammenzog.

Fig. 6. Vollendete Scheidewand, welche sich auf die Einwirkung einer Säure in zwei Blätter spaltete.

Fig. 7. Die zwei obersten Zellen eines Filamentenhaares von Tradescantia Sellowii, mit Zellenkernen und Strömchen von Protoplasma.

Fig 8 — 11. Bildung des Pollens bei Althea rosea.

Fig. 8. Vier Zellenkerne im Inhalte der Mutterzelle und beginnende Bildung von vier Scheidewänden. Der Primordialschlauch und der Zelleninhalt auf Einwirkung von Alkohol contrahirt.

Fig. 9. Weiter vorgeschrittene Ausbildung der Scheidewände der Mutterzelle.

Fig. 10. Der aus der Mutterzelle entfernte, noch nicht vollständig in vier Partien abgeschnürte Primordialschlauch.

Fig. 11. Vollendete Theilung der Mutterzelle.

Fig. 12 — 18. Bildung des Embryo bei Orchis (nach Hofmeister).

Fig. 12. Das Eichen, geraume Zeit vor der Befruchtung. — *a*. äußere Eihaut. — *b*. innere Eihaut. — *s*. Embryosack. — *c*. Nabelstrang. — Im Embryosacke haben sich am Mikropyleende drei Zellkerne gebildet.

Fig. 13. Die inneren Theile des Eichens, kurze Zeit vor der Befruchtung. — *a*. innere Eihaut. — *s*. Embryosack. — *b*. Keimbläschen

Fig. 14. Das Ei im Momente der Befruchtung. — *a*. *b*. *s*. wie in der vorhergehenden Figur. — *p*. die Pollenröhre. — *f*. einige, am Chalazaende des Embryosackes aufgetretene Zellen.

Fig. 15. Weitere Ausbildung des befruchteten Embryobläschens. Es enthält zwei Zellenkerne, welche seine Theilung in zwei Zellen einleiten.

Fig. 16. Der Embryosack mit anhängender Pollenröhre. Das Keimbläschen ist durch Theilung in eine obere (*a*) und eine untere (*b*) Zelle zerfallen.

Fig. 17. Der Vorkeim. Sein oberer Theil (*a*), der Träger, entstand durch Theilung der Zelle *a*. von Fig. 16, sein unterer Theil, die Anlage des Embryo *b*., Theilung der Zelle *b*. von Fig. 16.

Fig. 18. Weiter in seiner Ausbildung vorgeschrittener Embryo (*b*.) mit seinem Träger (*a*).

Fig. 19 — 22. Sporen von Prolifera rivularis (nach Thuret).

Fig. 19. Mit einem Kranze von Cilien versehene, sich bewegende Spore.

Fig. 20 — 22. Verschiedene Stadien der Keimung.

Fig. 23. Mit zwei Cilien versehene Spore von Conferva glomerata (nach Thuret).

Fig. 24. Keimung derselben (nach Thuret).

Fig. 25. Samenfäden von Chara (nach Thuret).

Fig. 26. Zwei Zellen aus dem Antheridium von Sphagnum mit Samenfäden (nach Unger).

Fig. 27. Isolirter Samenfaden (nach Unger).

Fig. 28. Mit Jod behandelter Samenfaden mit seinen zwei Wimpern.

Fig. 29. Samenfaden von Pteris serrulata (nach Leszczyc-Suminski).

Digitized by Google

Hören.

Allgemeine Bemerkungen.

Die Empfindung der Ruhe des Sinnesnerven, welche bei dem Gesichtssinn als dunkles Sehfeld für uns ebenso Gegenstand der Beobachtung wird, wie das Spiegelbild des erleuchteten und formenreichen Gesichtsfeldes, diese Empfindung der Ruhe als etwas Objectiven fehlt dem Gehörsinn. Wir hören etwas, oder wir hören überhaupt nicht. Von der Gegenwart eines Gehörsinnes überzeugt uns nichts als die Erregung seines empfindenden Nervs, während beim Auge das dunkle Sehfeld auch bei Abwesenheit des Lichtreizes »sein innerliches Fortleben«[1]) beurkundet. Diese Eigenschaft theilt der Acusticus mit sonst allen übrigen empfindenden Nerven, welche ihre fortwährende Metamorphose bei Mangel weiterer Reize durch nichts zu erkennen geben, als durch das allgemeine Wohlbefinden, welches mit der Statik in den Nerven verbunden ist. Die Bedingungen derselben sind eine gleichmäßige, gleichfortschreitende Regeneration der durch den Stoffwandel zerstörten Substanz. Darin besteht das innere Leben jedes Organs, und also auch das der Nerven; und dieses Leben hat überall die gleichen Ursachen, also auch die gleichen Wirkungen in Beziehung auf das, was in den gleichen Organen dabei vor sich geht. Liegt es nun in der Natur der centripetal leitenden Nervenbahnen, daß sie Perceptionen dieser ihrer Lebensprocesse zum Bewußtsein bringen, so ist schwer einzusehen, warum nicht alle die gleichen, oder alle einzelnen Gruppen verschiedene Eindrücke hervorrufen sollten. Das Sehen eines dunkelen Feldes im Zustande der Ruhe scheint demnach bei der Retina noch von weiteren Ursachen als den allgemeinen Lebensbedingungen der Nervensubstanz abhängig.

Der Zustand des Acusticus in der Ruhe kommt uns nicht zum Bewußtsein, so wenig als der eines anderen nicht anderweitig erregten Empfindungsnerven.

Aus diesem Zustande der Ruhe kann der Acusticus durch die mannigfachsten äußeren und inneren Ursachen gerissen werden, und besonders die letzteren sind geeignet, auch hier wieder zu zeigen, 1) daß die Sinnesempfindung etwas Subjectives ist, welches mit der Qualität der erregenden

[1]) Handwörterbuch Bd. III. p. 265.

Digitized by Google

Ursache nichts gemein hat, 2) daß die Perception des Sinneseindruckes nicht an die Gegenwart des Acusticus allein, sondern an dessen centralen Ursprung geknüpft ist; denn Congestionen so wenig als elektrische Ströme, welche beide die stärksten Gehörsempfindungen hervorrufen können, haben an sich etwas mit jenen Ursachen gemein, welche sonst von außen her die gleiche Sensation erregen. Das, was wir also als Ton empfinden, ist eine Molecularbewegung in der Nervensubstanz, und zwar wenigstens eben so gut als im Acusticus in den Centralorganen; denn Extravasate, Afterproducte u. dgl. rufen dort bei ihrem Entstehen Gehörphantasmen der verschiedensten Art hervor, wie viele Krankengeschichten beweisen.

Auch hier drängt sich wieder die Frage nach der specifischen Energie des Sinnesnerven auf; allein da dieselbe schon so mannigfach in diesem Werke besprochen worden, unterlassen wir es, noch einmal auf sie einzugehen, zumal bei der schweren Zugänglichkeit dieses Nerven von experimenteller Seite noch weniger eine Lösung der Frage herbeizuführen ist, als an irgend einem andern Sinnesnerven. So viel nur wollen wir in dieser Beziehung erwähnen, daß ein ähnliches Verhältniß der Tonempfindung zu der Erregung anderer Nerven stattfindet wie bei dem Opticus, oder dessen Centrum. So entsteht bei mir eine Gehörsempfindung beim leisen Streichen der Wange mit dem Finger (dasselbe hat auch Henle an sich beobachtet), oder beim Streichen der Schulter und des Nackens und der hinteren Fläche des Oberarmes; beides jedoch auf der rechten Seite deutlicher und häufiger, als auf der linken. Umgekehrt findet von den Fasern des Acusticus, durch das Centralorgan vermittelt, eine Uebertragung seines Reizes auf motorische Nerven statt, welche um so ausgedehnter ist, je intensiver der Eindruck auf den Sinnesnerv war. Ja selbst etwas Aehnliches, wie der Zusammenhang der Irisbewegung mit Lichteindrücken, findet sich bei dem Gehörorgan, wo ebenfalls gewisse Muskelcontractionen unwillkürlich durch Reizung des Acusticus oder seines Centrums hervorgerufen werden. Von dem Einfluß des Lichtes auf andere Nerven als den Opticus kann man nur sagen: es könnte derselbe dort in gewissen Fällen wenigstens eine Unterscheidung von Hell und Dunkel vermitteln. Dagegen ist die Frage schwieriger zu lösen, ob andere Nerven als der Acusticus Schall- oder Tonempfindung vermitteln können, weil, wie wir später sehen werden, sich die Schallwellen durch die überall im Körper eingelagerten festen Substanzen leicht bis zu dem tonempfindenden Centrum fortpflanzen; dadurch kann dort eine Tonempfindung entstehen, während die mit dem tönenden Körper in Berührung gekommenen sensitiven Nerven nur die Erzitterung desselben fühlen.

Noch ist Einiges über das Verhältniß des Gehörorgans zu den übrigen Sinneswerkzeugen im Allgemeinen vorzubemerken. Alle Sinneswerkzeuge sollen uns die Natur der Dinge, unter welchen wir uns bewegen, erkennen helfen. Ist nun wohl stets die letzte Form eines sinnlichen Eindrucks aus dem Gebiet des Subjectiven hervorgegangen, so ist dieser Eindruck doch nicht ein bloß täuschendes Trugbild, welches aller Realität entbehrt, sondern, indem der Sinneseindruck ein Product ist, hervorgegangen aus der Qualität des äußeren Einflusses und der Qualität des dagegen reagirenden Nerven, so bleibt bei aller Subjectivität des letzten Productes die Realität des einen Factors stets in seiner vollsten Geltung, und aus der relativen Verschiedenheit des ersteren erlangen wir eine Einsicht in die absolute Verschiedenheit des letzteren.

Der gewöhnliche Sprachgebrauch abstrahirt daher auch von den wahren

Digitized by Google

Leistungen der Sinnesorgane, und nennt Eigenschaften der Körper ihre Wirkung auf die Nerven: die Form der Affection der letzteren durch die äußeren Einflüsse. Jedes einzelne Sinnesorgan ist an sich nur im Stande, die eine oder andere Art des Einflusses aufzufassen, und erst durch die Prüfung des Objects mittelst mehrerer Sinne kommen wir der eigentlichen Natur desselben etwas näher. Es entsteht also die Frage: für welche Einflüsse ist zunächst das Gehörorgan berechnet, und dann: was ist seine Hülfleistung für die anderen Sinne?

Alle lebenden Wesen bewegen sich in einem Medium, durch welches Erschütterungen, die entweder unmittelbar in ihm selbst oder in anderen Körpern entstanden sind, nach gewissen Gesetzen fortgepflanzt werden. Diese Fortpflanzung ist in dem gleichen Medium eine nach allen Richtungen gleichmäßige. Die Form und Textur der Organisation dagegen, im Ganzen sowohl als im Einzelnen, eine sehr verschiedene. Dadurch würden die von außen gegen sie andringenden Erschütterungen an den verschiedenen Theilen des Körpers eine höchst verschiedene Wirkung hervorrufen, welche eine Confusion und Vermischung der Nervenerregung in den einzelnen Partien der leitenden Bahnen schließlich im Centralorgan zur Folge hatte, aus welcher nimmermehr durch die weiteren physischen Akte eine Wahrnehmung dessen entstehen könnte, was in der Umgebung vor sich gegangen ist.

Wie also im Auge die Lichtstrahlen vermittelst der Sammelapparate in der gleichen Ordnung die empfindende Nervenfaser treffen, in welcher sie von dem leuchtenden Object ausgingen, eben so haben wir in dem Ohre einen Apparat, in welchem die Erzitterungen des umgebenden Medium in möglichst gleicher oder entsprechender Form auf den Sinnesnerv übergetragen werden. So wenig aber die Lichtwellen als Wellen, sondern als Licht oder Farbe empfunden werden, so wenig werden die Schallwellen als Erzitterungen, sondern als Schall oder Ton von dem Gehörorgan percipirt. Wiederum kann nicht jede Erschütterung, die im umgebenden Medium sich bis zu dem Ohre fortpflanzt, eine Schall- oder Tonempfindung hervorrufen, sondern es sind gewisse weitere Bedingungen dabei gefordert, welche also nur bestimmte Bewegungen in dem umgebenden Medium zu Gehörserscheinungen werden lassen.

Bei dem Gesichtssinn kommt es auf eine Reproduction der räumlichen Verhältnisse der Außenwelt an, bei dem Gehör dagegen auf die Reproduction gewisser Bewegungen innerhalb des gestaltlosen Medium. Die Gränzen sind gegeben durch die Organisation des Gehörapparates, bei dessen Anordnung es entweder nicht möglich war, ohne andere Vortheile aufzugeben, die physikalischen Bedingungen zur Ueberschreitung dieser Gränzen herzustellen, oder wobei es vielleicht grade der Zweck ist, jene Gränzen einzuhalten und zu eliminiren, was jenseits derselben gelegen ist. Hiebei stoßen wir sogleich auf die Schwierigkeit jeder teleologischen Untersuchung, die in dem gegebenen Fall um so größer ist, als eine Reihe von Vorfragen noch unerledigt bleibt, ohne deren Lösung jene Untersuchung alles sicheren Bodens entbehren muß. Es ist nicht allein die Unkenntniß der Function, welche die einzelnen Theile des Gehörapparates in physikalischer Beziehung haben, sondern noch vielmehr die allgemeineren Verhältnisse der Nerven und ihr Zusammenhang mit den Centralorganen in physiologischer Beziehung, was Alles noch in einem tiefen Dunkel liegt.

Betrachten wir hier zunächst das Allgemeinere, und lassen die physikalischen Leistungen des akustischen Apparates noch außer Acht, nehmen an, daß die Schallwellen ebenso wie die Lichtwellen mit der berechnetsten Genauigkeit

Digitized by Google

durch den physikalischen Apparat des Sinnesorgans zu dem empfindenden Nerv fortgepflanzt sind: was kann zuletzt in diesem dadurch hervorgerufen werden? Die ganze Undulationstheorie des Lichtes setzt die Gegenwart eines allgemein verbreiteten Aethers voraus, dessen Wellen wohl von Bewegungen wägbarer Substanzen erregt werden können, die aber selbst nie in den letzteren die gleichen Bewegungen zu erzeugen im Stande sind. Mag nun dieser Aether alle Substanzen durchdringen, mag er in den Nerven und den Centralorganen ebenso verbreitet sein, wie sonst überall, seine Oscillationen werden niemals die Molecüle der Retina oder des Opticus in entsprechende Undulationen versetzen können. Betrachten wir die palpableren Schallwellen in der Atmosphäre: Mögen sie immer mit möglichster Wahrung ihrer Form, ihrer gegenseitigen Lage u. s. w. bis zu der Ausbreitung des Gehörnerven gebracht sein, in ihm werden die Oscillationen ganz andere werden. Ferner wissen wir, daß im Auge, wo es auf eine Reproduction der räumlichen Verhältnisse ankommt, wie die sorgsame, durch complicirte Mittel der lichtbrechenden Medien hergestellte Organisation glauben macht, die Lagerung der Fasern des Opticus in seinem weiteren Verlauf eine ganz andere ist, als in der Retina, daß also das so mühsam hergestellte Netzhautbildchen hinterher wieder ganz zerstört wird[1]); wir wissen, daß es nicht möglich ist, die Schwingungen, in welche die Enden des Acusticus durch Schallwellen versetzt sind, sich fortgesetzt zu denken in seinem ganzen Verlaufe bis zu seiner Ursprungsstelle, so wenig als die chemischen Veränderungen der peripherischen Nervenendigungen durch Combustion in gleicher Weise bis zu den Centralorganen fortschreiten, sondern daß es überall nur darauf ankommt, an der Peripherie die Reaction des Nerven zu erzeugen, welche dann als bestimmte Empfindungsqualität ins Bewußtsein fällt. Was kann dann, so fragen wir weiter, für die Wahrnehmung aus der Erfüllung aller physikalischen Bedingungen zur vollkommenen Herstellung der Leitung äußerer Einflüsse nur bis *vor* die Thore der Sensation nützen, wenn dort mit einem Male die Brücke abgebrochen und es ganz gleichgültig ist, was den Nerv erregt, dessen Reaction mit der Natur des äußeren Einflusses an sich gar nichts zu schaffen hat?

Lotze[2]) hat hierauf schon so weit geantwortet, als es überhaupt möglich ist; er hat gezeigt, daß es durch die Apparate des Gesichts- und Tastsinnes an sich ganz unmöglich ist, unmittelbar eine Raumanschauung sich erzeugt zu denken, und ist für die Fälle wenigstens, wo eine Combination von Sinneseindruck und Muskelgefühl zur Erklärung der Localisation der Empfindung unzureichend erscheint, auf die *Kant*'sche Annahme zurückgekommen, daß »der Raum nur als eine unserer Seele eigenthümlich angehörige Form der Anschauung zu betrachten sei.«

So viel oder so wenig aber hiermit für Gesichts- und Tastsinn erklärt ist, so wird dadurch die Auffassung der Töne als etwas Unräumliches wieder unerklärlicher. Denn es ist wirklich eine Eigenthümlichkeit der Seele, gewisse Sinneseindrücke als Raumanschauungen aufzufassen; was hindert sie, diese ihre Eigenthümlichkeit nicht bei jedem Sinneseindrucke geltend zu machen? wer lehrt sie ihre Eigenthümlichkeit da aufgeben und dort behaupten? und dann: mit welchem Rechte entäußert sich die Seele derselben bei dem Gehörseindrucke? Sind die Schallwellen nicht ebenfalls Formen des Raumes, welchen die Atmosphäre erfüllt?

---

[1]) Lotze, d. Handwörterbuch III. p. 179.
[2]) Ebendas. III. p. 179.

ed by Google

Dieſe Fragen führen uns auf folgende weitere Betrachtungen. Die Lichtwellen erfüllen wie die Tonwellen den Raum, welcher zwiſchen den Objecten, von denen ſie ausgehen, und den Sinnesorganen, die von ihnen getroffen werden, liegt. Mit dem Sinne ſelbſt nehmen wir weder die einen, noch die anderen wahr, ſondern nur ihre Wirkung auf den empfindenden Nerven. Die Richtung, in welcher der Eindruck auf das Sinnesorgan geſchieht, und über welche uns direct niemals dieſes ſelbſt, ſondern ſtets die Abſtraction mit Hülfe des Muskelgefühles unterrichtet, beziehen wir auf den Raum außer uns, und wo wir überhaupt von Richtungen ſprechen, ſetzen wir den Raum ſtillſchweigend voraus. Es ſteht ſomit der Gehörſinn keineswegs ohne Zuſammenhang mit der Raumanſchauung, noch weniger ihr gleichſam entgegen als Zeitſinn, wie manche Philoſophen gewollt haben, ſondern das, was wir durch beide Sinne von dem Raume erfahren, iſt nur von ungleichem Werth und ungleicher Schärfe. Durch beide Sinne werden uns auf der anderen Seite Eindrücke zugeführt, deren räumliche Verhältniſſe uns ganz gleichgültig ſind. Bei dem Ohre iſt es der Ton, bei dem Auge die Farbe. Indem wir nun behaupten, daß für das Gehörorgan die Qualität der Nervenerregung bei Weitem das Weſentlichſte iſt, begnügen wir uns vorläufig mit dieſer ſpäter genauer zu beſprechenden Andeutung, und erinnern ſchließlich nur noch vorübergehend an die Hülfsleiſtung, welche das Gehör anderen Sinneswahrnehmungen gewähren kann.

Die Materie mit ihren unendlich kleinen Theilen iſt einer Menge von Veränderungen unterworfen, welche ſich für das Auge und Gefühl nicht mehr zu erkennen geben; oder es umgiebt uns ein dergeſtalt gleichartiges und leicht bewegliches Medium, daß kein anderer Sinn gewiſſe darin ſich ereignende Vorgänge wahrzunehmen im Stande iſt. Dahin gehören die Wellen, welche in der Luft auf unſer Gefühl nicht den leiſeſten Eindruck machen, in unſerem Ohre die ſtärkſte Schallempfindung erzeugen. Ohne daß die Oberfläche eines Körpers ſichtbar oder fühlbar ſich verändert, gehen auf ihr ſowohl als durch die ganze Maſſe deſſelben Veränderungen im Aggregatzuſtande der kleinſten Theile vor ſich, welche kein anderer Sinn als das Ohr uns durch den veränderten Klang des Körpers verräth. So giebt uns dieſer Sinn Nachricht von den wechſelnden Zuſtänden der Maſſen, in welche das Auge ſo wenig als die taſtenden Organe zu dringen im Stande ſind.

Wir entlocken den Körpern mit dem Grade ihrer Spannung wechſelnden Klang und Ton, und indem wir ſelbſt in unſerem Stimmorgane Apparate beſitzen, welche durch unſeren freien Willensakt auf die mannigfachſte Weiſe zum Tönen gebracht werden können, ſind wir im Stande, innere Erregungen Anderen kund zu geben.

Aus allen dem haben wir zu beſtimmen, wozu das Gehörorgan dem Menſchen, und wie vielfach ſeine Bedeutung für das Individuum gegenüber der ganzen Außenwelt iſt.

Offenbar iſt die Bedeutung deſſelben eine dreifache: *eine rein ſinnliche*, *eine pſychiſche* und endlich *eine äſthetiſche*, in welcher eine erſte und zweite mit einander in gewiſſer Weiſe verknüpft ſind.

Umgränzen wir nämlich das Gebiet der Vorgänge außer uns, welche allein von dem Ohr percipirt werden können, ſo ſind es ſolche, deren Urſache in einer Bewegung gelegen iſt, welche an der palpablen Materie mit einer gewiſſen Geſchwindigkeit einmal oder wiederholt auftritt, deren Größe zu *empfinden* unſeren anderen Sinnen unmöglich iſt. Natürlich haben wir hier allein von der directen Sinneswahrnehmung, von der Empfindung ihrer

Qualität nach gesprochen, und nicht von der Beurtheilung der Geschwindigkeit mittelst weiterer Geistesoperationen. Wir können Bewegungen sehen und fühlen, allein die Verschiedenheit ihrer Geschwindigkeit wird, so lange sie nur einen kleinen Werth hat, auf der untersten Stufe der Sinneswahrnehmung nicht unmittelbar eine Qualitätsverschiedenheit der Empfindung. Nur innerhalb einer sehr engen Gränze kommen bei dem Gefühlssinne ähnliche Erscheinungen vor, wobei jedoch jede feinere Distinction, wie wir sie bei dem Ohre treffen, mangelt. Es ist nämlich das Gefühl des Bebens, welches durch die Berührung erzitternder Körper herrührt. Man kann sich hiervon sehr leicht überzeugen, wenn man eine Violinsaite von bestimmter Spannung fortwährend mit dem Violinbogen streicht und sie mit Daumen und Zeigefinger der anderen Hand leicht berührt, während gleichzeitig ihre Spannung verändert wird. Man hört dann die Töne mehr als eine Octave durchlaufen, ohne daß die gefühlten Bebungen der Saite auch nur geringe Unterschiede in dem Gefühl hervorriefen.

Das Wesentlichste am Gehörorgane ist somit zuerst eine instinctive Erkenntniß des Verhältnisses vom Raum zur Zeit bei der Bewegung der palpablen Materie (und nicht des Aethers, dessen Schwingungen zu percipiren Aufgabe des Auges ist) in der Form bestimmter Empfindungsqualitäten. Dabei sind gewisse Gränzen gesteckt, welche jedoch nicht absolut bestimmt, sondern abhängig sind von der Intensität der bewegenden Ursache. Denn wenn man früher annahm, daß mindestens 32 einfache Stöße in der Secunde erfolgen müssen, um den tiefsten Ton (als Ton von bestimmtem unterscheidbaren Werth) zu erzeugen, so hat Savart dem gegenüber gezeigt, daß 14 — 18 einfache Schwingungen oder 7 — 9 Stöße in der Secunde noch hinreichen, einen vernehmbaren tiefen Ton hervorzurufen, wenn die Stöße nur von hinlänglicher Dauer und Intensität sind. Ebenso können bei gehöriger Intensität 48000 einfache Schwingungen oder 24000 Stöße in der Secunde den höchsten noch unterscheidbaren Ton erzeugen. Mit den Mitteln, die Intensität der Töne zu steigern, würde sich vielleicht die Summe der unterscheidbaren Töne auf- und abwärts noch bedeutend vermehren lassen.

So weit besitzt das Ohr eine Eigenthümlichkeit der Function, welche dem Tastorgane fehlt. Nun ist aber schon ein einfacher Stoß auf den Gehörnerv zur Schallempfindung hinreichend, wie das Zusammenfahren zweier getrennter Luftschichten beim Peitschenknall, bei einer Explosion oder dergl., was auch Chladni auf Rechnung des einfachen Stoßes bringt, obgleich selbst vielleicht dabei schon eine Periode von Wellen erregt wird. Hier handelt es sich somit bloß um die Wahrnehmung der Bewegung, wobei die Geschwindigkeit derselben gleichgültig ist, ebenso wie bei den Geräuschen, bei welchen die Regelmäßigkeit der Succession der Bewegung, welche zur Erzeugung des Tons nothwendig ist, wegfällt. Das Geräusch hat in der Art und Weise des Gefühls, welches es erregt, Aehnlichkeit mit dem des Bebens in den Empfindungsnerven, und der Schall, aus einem einfachen Stoß entsprungen, mit dem Gefühl des Drucks. So weit also der musikalische Werth der erregten Gehörsempfindung gleichgültig oder unerkennbar ist, bildet dieselbe eine Hülfsleistung für den Tastsinn, und zwar eine unentbehrliche in den Fällen, in welchen die Erschütterung des umgebenden Mediums eine so geringe ist, daß sie eben nur auf den Acusticus nicht mehr, aber auf die Gefühlsnerven wirken kann.

Das ist die eine rein physische Seite der Bedeutung des Gehörorgans für das Individuum.

Digitized by Google

Wir haben aber noch eine große Reihe von Gehörsempfindungen, bei welchen der absolute musikalische Werth an ihnen ganz gleichgültig ist, wobei der geistige Inhalt das Wesentliche bildet, welchen wir aus der Thätigkeitsäußerung des Stimmorganes eines Anderen erkennen lernen. Die Mittheilung der individuellen geistigen Bewegungen, die Verständigung zweier Individuen durch die Sprache, giebt dem Gehörorgane eine der wichtigsten Bedeutungen, welche die Sinnesorgane in psychischer Beziehung besitzen. So gleichgültig dabei auch die absolute Höhe oder Tiefe der Töne ist, welche wir an den gehörten Worten vernehmen, so bedeutungsvoll wird doch die relative, worauf die Accentuirung der Rede mit allen den Nüancen und Schattirungen ihres Inhalts beruht, welche sich dadurch zu erkennen geben.

Die letzte Bedeutung endlich, welche diesem Organe zukommt, ist die ästhetische, welche hier und bei dem Auge größer als bei den übrigen Sinnesorganen ist. Bei der Auffassung derselben giebt sich der Geist ganz dem inneren Leben des Gefühles hin, das mächtiger als durch die Töne nicht leicht angeregt wird. Hier ist der Ton als solcher in seinem Verhältniß zu anderen das wesentlich Bestimmende, und in den geschlossenen Reihen der Octaven, in ihrem Streiten und Harmoniren entfaltet sich eine vollendete Widerspiegelung des Kampfes und der Versöhnung, welche das Leben im Großen und Ganzen uns bietet. Den Farben fehlt dieser geschlossene Kreis einzelner Wirkungen, welche die Tonreihen in ihren Octaven mehrmals zu wiederholen vermögen; darum dürfen wir auch unbedingt dem Ohre eine höhere ästhetische Bedeutung beilegen, als dem Auge.

So also haben wir drei Gesichtspunkte in Beziehung auf den Werth der Höhe oder Tiefe der Töne. Unter dem ersten ist uns der musikalische Werth des Tons Mittel zum Zweck, im zweiten absolut gleichgültig, im dritten selbst Zweck.

Unter dem ersten und dritten Gesichtspunkte werden wir die Zwecke dieses Organs betrachten, welches in dem ganzen Reiche der Thiere nur wenigen versagt zu sein scheint, und bei dem Menschen eine so reichhaltige Quelle von Anknüpfungspunkten für die innersten geistigen Vorgänge liefert; von dem zweiten Gesichtspunkte aus wird das Gehörorgan in dem Artikel »Stimme« Berücksichtigung finden.

Die Beurtheilung des Zweckes eines Organes verlangt die Kenntniß seiner Leistungen, welche uns zuerst beschäftigen müssen, und wir beginnen deshalb mit dem

Physiologischen Theil.

Müssen wir auch, wie bei jedem anderen Sinnesorgane, bei dem Ohre einen Nerv voraussetzen, welcher die eigenthümliche Schallempfindung zu vermitteln im Stande ist, so läßt sich nach Analogie der Tastnerven [1]) auch in ihm keine specifische Leitungsfähigkeit voraussetzen, ja selbst die peripherischen Sinnwerke können bei diesem Organe fehlen, ohne daß damit ein Mangel wenigstens derjenigen Sinneswahrnehmung verbunden wäre, welche bei uns durch das Hören die Tastempfindung unterstützt. Es ist hier ähnlich wie bei dem Auge. Eine Empfindung von hell und dunkel läßt sich noch vermuthen, wenn keine Spur optischer Apparate gefunden wird, während

[1]) Dieses Handwörterbuch Bd. III. Abth. 2. p. 500.

Digitized by Google

die Auffassung der einzelnen Raum erfüllenden Punkte mit der Verschiedenheit ihres Colorits nur denkbar ist durch die Mithülfe gewisser physikalischer Vorrichtungen. Die Erzitterungen in dem das Thier umgebenden Medium pflanzen sich ohne alle weitere Vorbereitung und Einrichtung direct bis zu den Nerven fort und werden von ihnen als Bebungen empfunden, und zwar möglicher Weise mit einer solchen Feinheit der Distinction, daß dadurch die Empfindung des Schalles bis zu einem gewissen Grade ersetzt werden kann, ohne daß es freilich zu der bestimmten uns bekannten Empfindungsqualität des Schalles oder Tones kommen dürfte. Darauf deutet vielleicht auch der Umstand hin, daß unter den niederen Thieren die Echinodermen eines Gehörorganes in der Form, wie es zunächst diesseits und jenseits dieser Klasse vorkommt, entbehren können, weil sie eine so große Menge von Organen zum Tasten in den Mundtentakeln, Pedicellarien und den in beständig fühlender Bewegung begriffenen Füßchen besitzen. Doch läßt sich von vorn herein selbst nicht mit absoluter Bestimmtheit sagen, daß in solchem Falle diese eigenthümliche Empfindungsqualität fehlen müsse. Denn diese beruht weder auf der sogenannten specifischen Energie des Nerven, noch auf der Gegenwart oder Abwesenheit der peripherischen Sinnwerkzeuge, sondern allein auf der einmal gesetzten Verknüpfung leiblicher und geistiger Processe, zuletzt also auf einem psychischen Elemente, dessen Dasein bei anderen Individuen nicht a priori behauptet oder geläugnet werden kann. Wir können uns deshalb auch nicht wundern, wenn bei manchen Thieren, z. B. den Spinnen, die Beobachtung offenbare Kennzeichen der Schallempfindung gefunden hat, ohne daß es bis jetzt der anatomischen Untersuchung gelang, bestimmte Organe dafür nachzuweisen.

Wo diese gefunden werden, bestehen sie in Theilen, welche die Schalleitung von dem umgebenden Medium zu dem Nerv erleichtern, und in Anordnungen, durch welche der Acusticus eine möglichst günstige Lagerung für die Aufnahme der Schallwellen gewinnt; die vollkommenere Organisation bietet endlich noch Apparate zur Verstärkung der ursprünglichen Schalleitung.

Das Schema der einfachsten Form des Gehörorganes ist ein mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen, auf dem sich der Acusticus ausbreitet. In diesem Bläschen findet sich in der Regel ein größerer oder mehrere kleinere Otoliten (Concremente von kohlensaurem Kalk) vor. Meist sind diese in oscillirender und rotirender Bewegung. Zuerst finden wir diese einfachste Form in den Ammenzuständen der Hydroiden. Am Scheibenrande der Campanularia liegen acht wasserhelle Bläschen, jedes mit einem einzigen großen Otolithen, welcher, nach v. Nordmann's [1]) Entdeckung, in fortwährend fibrirender Bewegung ist; bei den entwickelten Polypen hat man dagegen bis jetzt vergebens nach einem entsprechenden Apparate gesucht.

Unter den Acalephen kennt man bei den Ctenophoren sowohl, als den Discophoren, die Gehörbläschen, in welchen die tanzenden Otolithen liegen. Nur bei Geryonia sind die auf kleinen warzenförmigen Erhebungen gelegenen Otolithen bewegungslos. — Bei den Echinodermen hat man noch kein solches Organ gefunden; bei den Acephalen dagegen ist es sehr allgemein verbreitet; doch ist es bei den Brachiopoden und den Ascidien unter den Tunicaten noch nicht bekannt. Die Gasteropoden besitzen, vielleicht mit Ausnahme von Chiton und Sagitta, sämmtlich solche Apparate. Ließe sich, was Krohn

[1]) Annal. des sciences nat. 1845. Tom. III. p. 151.

Digitized by Google

bei Paludina gefunden, nämlich daß die Hülle des Gehörorgans aus zwei übereinander gelegenen Membranen gebildet wird, allgemein für diese Form des akustischen Apparates annehmen, so würde nur das innere Bläschen in Analogie mit dem häutigen Labyrinth zu setzen sein, das äußere dagegen mit dem Vestibulum, welches wir schon deutlich ausgesprochen bei den Cephalopoden und zwar knorpelig antreffen. Ist diese Deutung richtig, so muß das Bläschen bei diesen Thieren aus einer einfachen Membran bestehen, was zu entscheiden mir bei Weingeistpräparaten bis jetzt noch nicht gelungen ist.

Unter den Würmern scheint die Verbreitung des Gehörorgans ziemlich ausgedehnt; sehr deutlich entwickelt ist es unter den Chätopoden bei Arenicola in der Form zweier kurzgestielter, rundlicher Bläschen mit vielen unregelmäßig geformten bräunlichen Körpern in ihrem Innern, welche ebensowenig beweglich sind wie der einfache Otolith in der unpaarigen Gehörblase von Convoluta unter den Turbellarien. —

Bei allen diesen Thieren findet sich dieses Organ im Innern des Körpers in der Nähe der vorderen Ganglienmasse.

Erst bei den höher entwickelten Classen rückt es nach Außen wie bei den Dekapoden, wo es an der Basis des äußeren oder großen Fühlerpaares befindlich ist, und in der Entwickelung einen Fortschritt darin gemacht hat, daß die äußere Hülle des Bläschens nicht mehr eine gleichartige Substanz darstellt, sondern bereits in zwei verschiedene abgegliedert ist, indem nur ein kleiner Theil häutig bleibt, entsprechend der membrana tympani secundaria, der größere Theil conisch ausgezogen, als Analogon des Vestibulum solid wird. In diesen Kegel hinein setzt sich die weiter nach innen gelegene ziemlich große Gehörblase mit einer entsprechenden Verlängerung fort. Otolithen fehlen hier.

Bei den Insecten findet ein ähnliches Lagerungsverhältniß statt. Mit Gewißheit ist das Gehörorgan hier erst bei den Orthopteren nachgewiesen: so bei den Acridiern, wo es jederseits in dem ersten Hinterleibssegment über dem dritten Stigmenpaare liegt, und unter dem rhomboidalen Ausschnitt in den äußeren Bedeckungen, welcher durch eine trommelfellartige Membran geschlossen ist, mit seinem Bläschen gefunden wird.

Die Locustinen und Achetinen besitzen ein ähnliches Organ unmittelbar unter dem Kniegelenk in den Schienen der Vorderkniee.

Den Zweck der einzelnen Theile dieses einfachen Apparates, wie er in der Reihe der wirbellosen Thiere sich zeigt, übersieht man leicht. Die sphärische Gestalt des Bläschens dient dazu, die Ausbreitung des Gehörnerven in einem kleinen Raum zu begünstigen. Der Hohlraum ist mit Flüssigkeit erfüllt, zu welcher die Schallwellen der Luft sich mit Hülfe der das Bläschen bildenden Membran mit Leichtigkeit fortpflanzen. Diese Aufgabe der Membran, Schwingungen der Luft auf Wasser zu übertragen, werden wir später noch genauer kennen lernen. Natürlich kommt sie bei dieser ganzen Reihe von Thieren nur da in Betracht, wo die Schallwellen aus der Luft aufgenommen werden sollen, und zugleich das Gehörorgan nicht im Innern des Körpers eingelagert, sondern an der Peripherie angebracht ist, also eigentlich bloß bei den Insekten. Hat die Membran aber auch den gleichen Zweck der Erleichterung des Uebergangs der Schallwellen bei jenen Thieren, wo das Organ im Innern des Körpers eigebettet ist, wie mit Ausnahme der Crustaceen bei allen Wirbellosen? Daß es erstens bei dieser Anordnung gleichgültig ist, in welchem Medium die Thiere sich befinden, sehen wir daraus, daß ganz derselbe Bau bei den in Wasser lebenden wie in der Luft athmen-

Digitized by Google

den Gasteropoden, bei den theils im Wasser, theils auf dem Lande lebenden Chätopoden sich zeigt. Offenbar können in beiden Fällen die Bläschen zunächst nur die von dem umgebenden Medium in die Substanz des Körpers übergegangenen Schallwellen aufnehmen. Denken wir uns nun diese meist gallertartigen oder doch nur halbweichen Körper der meisten Wirbellosen mit Ausnahme etwa der Cephalopoden, welche in ihrem Kopfknorpel einigermaßen feste Substanz besitzen, und gehen von der Thatsache aus, daß der Schall am besten in dem Medium sich fortpflanzt, welches mit dem Schallerregenden homogen ist, so sehen wir, daß für die Luftwellen so wenig als für die Wasserwellen die Verhältnisse bei diesen Thieren günstig sind. In jedem Fall muß der Schall bei dem Uebergang von dem umgebenden Medium in die Substanz des Thierkörpers erschwert sein. Etwas leichter ist er natürlich bei den im Wasser als bei den in der Luft lebenden Thieren.

Somit kann also der Membran des Bläschens keineswegs eine Function beigelegt werden, welche wir der membrana tympani secundaria oder dem membranösen Saum des Steigbügels zuschreiben müssen, vielmehr dient sie hauptsächlich als Stützpunkt für die Ausbreitung des Acusticus.

Im Innern des Bläschens finden wir fast allgemein Concremente von anorganischen (Kalk-) Massen theils in amorphem, meistentheils in krystallinischem Zustand. Die Function derselben, mögen sie nun als einzelne größere, oder Aggregate kleinerer Otolithen auftreten, läßt sich leicht errathen. Sie befinden sich in einer Flüssigkeit, zu welcher bereits die Schallwellen müssen gedrungen sein. Feste Körper innerhalb einer Flüssigkeit verstärken durch Resonanz die in der Flüssigkeit erregten oder fortgeleiteten Schallwellen. Dies ergiebt sich aus dem Versuch von J. Müller[1]).

Werden nämlich mittelst der am unteren Ende mit einer Membran geschlossenen Pfeife, welche in das Wasser getaucht ist, Schallwellen in das Wasser fortgepflanzt, und das eine Ende einer Glasröhre mittelst eines Pfropfens von gekautem Papier fest in den äußeren Gehörgang gefügt, während das andere Ende derselben ebenfalls in das Wasser taucht, so hört man zunächst den Schall am besten, wenn dieser Conductor in die Direction der Pfeife gehalten wird. Bringt man nun zwischen die Pfeife und den Conductor ein Brettchen, so wird dadurch der Ton nicht allein nicht geschwächt, sondern er wird gleich stark in der Nähe der ganzen Oberfläche des Brettchens gehört, mag der Conductor in der Direction der Pfeife gehalten werden oder nicht. Daraus folgt, daß dieser Körper die Schallwellen im Wasser zu resoniren vermag. Diese Rolle haben nun offenbar die Otolithen, gleichviel ob deren nur einer oder mehrere sich in dem Bläschen befinden. Daß diese Otolithen als resonirende Körper wirken, erkennen wir außerdem auch noch daraus, daß sie bei einzelnen Wirbellosen fehlen, wo eben auf andere Weise dafür gesorgt ist, daß der Schall mit möglichster Stärke fortgepflanzt werde, und wo zugleich andere Vorkehrungen getroffen sind, die Resonanz hervortreten zu lassen. Dahin gehören die Gehörorgane der Insecten und Crustaceen. Bei beiden vermissen wir die Gehörsteine; bei beiden aber ist das Organ so an die Peripherie gelegt, daß die Schallwellen mit der größten Intensität den Nerv zu treffen im Stande sind. Bei den Crustaceen umgiebt das Bläschen ein harter knochenartiger Gehörgang, und bei beiden ist eine Membran vorgespannt, welche besonders den in der Luft hörenden Insecten sehr zu Statten kommen muß.

---

[1]) Handb. d. Phs. d. Menschen Bd. II. p. 421.

Digitized by Google

Gleichzeitig ist bei beiden, wenn auch auf verschiedene Weise, die Resonanz der Schallwellen begünstigt. Bei den Crustaceen resonirt der kegelförmige Skelettheil, in welchem ein Theil des Gehörbläschens sich findet, bei den Insecten die Luft in der hinter dem Bläschen sich ausdehnenden großen Tracheenblase, die aus dem dritten Stigmenpaare bei den Acridiern entspringt und bei den Locustinen und Achetinen zwischen Vorder- und Mittelrücken durch ein großes offnes Stigma nach außen mündet.

Wir haben nun die Ursache und den Zweck der Bewegung zu untersuchen, welche wir bei der Mehrzahl der Otolithen antreffen.

Bei den einfachen größeren Steinchen ist es eine fortwährende Oscillation, bei den kleineren eine gleichzeitige Bewegung gegen die Wandung, die sie aber fast nie erreichen, und wieder zurück gegen das Centrum hin. Die rhombischen und spießigen Krystalle drehen sich dabei häufig um ihre Quer- oder Längs-Achse unter fortwährendem Zittern.

Die Ursache dieser Bewegung kann eine dreifache sein: einmal kann sie in dem Steinchen selbst liegen, und die Erscheinung muß dann in die Kategorie der sogenannten Molekularbewegung gebracht werden, oder sie liegt zweitens in der Organisation der Membran, indem hier ein Flimmerepithelium angebracht ist, durch welches Strömungen der Flüssigkeit erzeugt werden, oder sie liegt endlich in Strömungen, welche ohne Mitwirkung eines Flimmerorgans durch Diffusion unterhalten werden. —

Was die erste Ursache betrifft, so wäre dieselbe denkbar bei den kleineren und kleinsten Körperchen, nicht leicht aber bei den einfachen großen Otolithen, welche wir unter den Gasteropoden bei den Heteropoden, unter den Acephalen bei den Lamellibranchiaten antreffen. Außerdem kommt dies Phänomen überhaupt in geschlossenen Zellen im Organismus, so viel mir bekannt ist, nicht vor. Die Moleküle des schwarzen Pigmentes der lamina fusca z. B. zeigen innerhalb ihrer Zellen nie die geringste Spur einer Bewegung, welche sogleich in der Flüssigkeit, welche man von den Zellen hat imbibiren lassen, mit großer Lebhaftigkeit auftritt —

Die zweite Ursache, ein Flimmerorgan, ist bei vielen Thieren mit Bestimmtheit nachgewiesen: so unter den Acalephen bei den Ctenophoren, wo es bei Cydippe in vier Längsreihen gestellt ist[1]; unter den Gasteropoden bei Tethys, Tritonia, Pleurobranchus, Diphyllidia und Hyalea[2]) Die ganze Art der Bewegung spricht dafür, daß sich in den übrigen Fällen das Flimmerepithelium nur durch seine Feinheit der Beobachtung entzogen hat, überall aber von ihm die Bewegung ausgeht. Gerade der Innenfläche der Wandung gegenüber ist die Bewegung am stärksten, man sieht ferner von da aus die Körperchen immer wieder dem mittleren Raum zugeschleudert werden, und von dort in regelmäßig wiederkehrenden Bogenlinien gegen die Wandung zurückkehren, zum Beweis, daß Wirbel in der Flüssigkeit entstehen, die von einer stets in gleicher Richtung erfolgenden Strömung ausgehen, was alles auch an kleinen Körperchen sonst beobachtet werden kann, welche in einer Flüssigkeit suspendirt in den Bereich schwingender Cilien kommen. Deßhalb kommt es bei den einfachen größeren Otolithen wie bei den Lamellibranchiaten auch nicht zu vollkommenen Rotationen, sondern bloß zu Schwankungen, indem die von allen Punkten der Hohlkugel ausgehenden Strömungen sich bis zu einem gewissen Grad die Waage halten und dadurch die fortgehende

[1]) Wagner's Lehrbuch der Zootomie Th. II. p. 550.
[2]) Froriep's Neue Not. Nr. 537.

Digitized by Google

Bewegung der ganzen Masse des sphärischen Otolithen in einer bestimmten Richtung verhindern. Endlich hört die Bewegung auch der kleinsten Otolithen fast ganz gleichzeitig mit der Bewegung der Flimmerhaare an den übrigen Theilen des Thieres auf. Ich habe bei vielen Gasteropoden, bei welchen ich mit aller Sorgfalt ebenfalls keine Cilien im Innern der Gehörblase entdecken konnte, genau auf die Zeit geachtet, in der die Bewegung der Steinchen aufhörte, im Vergleich mit der Zeit, in welcher die Flimmerhaare verschiedener anderen Organe stille standen, und in der Mehrzahl der Fälle eine vollkommene Uebereinstimmung gefunden. Nur in wenigen Fällen überdauerte die Bewegung der Otolithen die der Cilien, was sich leicht aus der mehr von äußeren Einflüssen geschützten Lage des Flimmerepitheliums im Inneren des Gehörbläschens erklärt. Endlich habe ich eine große Reihe von Versuchen mit den verschiedensten Substanzen gemacht, welche die Flimmerbewegung vernichten, und gefunden, daß sie alle sofort auch die Bewegung der Otolithen aufhoben.

Was endlich die dritte mögliche Ursache betrifft, so ist dieselbe meinen directen Versuchen zu Folge nicht als die hier wirkende zu betrachten. Brachte ich Gehörorgane von Mollusken in Flüssigkeiten von solchen Concentrationsgraden, welche sicher mit denen der Flüssigkeit in dem Bläschen differirten, so sah ich wohl Volumsveränderungen des letzteren auftreten, allein es mußten dieselben erst sehr beträchtlich werden, wenn das Phänomen aufhören sollte, vorausgesetzt natürlich, daß die angewandte Flüssigkeit die Flimmerbewegung in den übrigen Organen ganz ungestört fortgehen ließ. Während einer solchen Volumsveränderung des Bläschens sah ich niemals wesentliche Modificationen in der Art oder Schnelligkeit der Bewegung an den Otolithen auftreten.

War allmälig die Bewegung sistirt, so konnte ich, so oft ich auch die Concentrationsgrade verschiedener Flüssigkeiten, in welchen sich das Gehörorgan befand, hinter einander wechseln mochte, doch niemals wieder die früheren Oscillationen hervorrufen, obgleich die Abwechselung in dem Volum der Bläschen den deutlichsten Beweis von endosmotischen und exosmotischen Strömungen im Innern desselben lieferte.

Was nun zweitens den Zweck der Bewegung der Otolithen bei diesen Thieren betrifft, so führt uns zuerst die vergleichende Anatomie darauf, daß die Gehörsteinchen mit möglichst wenig Punkten die Innenwand des Bläschens berühren sollen. Dieses wird am vollkommensten natürlich da erreicht, wo durch die Thätigkeit eines Flimmerorganes die Steinchen immer von der Innenwand des Bläschens entfernt gehalten werden. Deßhalb finden wir auch, wo die Steine bewegungslos sind, meist besondere Vorrichtungen, um sie von dem größten Theil der Wandung fern zu halten und an einem Punkte zu fixiren. So kennen wir ein Beispiel hierfür bei der Discophore Geryonia, wo die Otolithen auf kleinen warzenförmigen Erhabenheiten der Kapsel unbeweglich liegen; unter den Würmern bei der Turbellarie Monocelis ist im Innern der Gehörblase zur Stütze des unbeweglichen Otolithen ein besonderer Apparat angebracht, der aus zwei bogenförmig gekrümmten dicken durchsichtigen Stäbchen besteht. Auf ihrer concaven Fläche ruht der vordere seitliche Rand des Otolithen; ihre convexe Seite ist an der Wandung des Gehörbläschens befestigt.

Für diese Anordnung ist ein doppelter Grund denkbar: einmal nämlich um den kleinen Flächenraum, welchen an sich schon die Gehörblase der Ausbreitung des Nerven bietet, nicht noch mehr durch die für die Otolithen nothwen-

Digitized by Google

digen Anheftungspunkte einzuschränken, zweitens um den Gehörnerv in seiner ganzen Ausbreitung bei jeder Lage des Thieres möglichst gleichmäßig von den Schallwellen treffen zu lassen. Denn gewiß ist, daß die Schallwellen viel intensiver die Partie der Primitivfasern des Acusticus treffen als die übrigen, welche in unmittelbarer Berührung mit den Otolithen stehen. Könnten nun die Steinchen lose innerhalb der Gehörblase umherrollen, so würde bei jeder Lageveränderung des Thieres die Berührungsstelle von Nerv und Otolithen eine andere und es müßte dadurch die Distinction viel mehr erschwert werden; als da, wo in jeder Lage des Thiers die Entfernung der festen resonirenden Körperchen von der empfinden Fläche gleich groß bleibt.

Veränderungen in dem Tanz der Otolithen sind niemals wahrzunehmen, wenn in der Nähe des Gehörorganes Töne erregt werden, weder wenn dieselben durch Schwingungen fester Körper, noch wenn sie durch Luft-Vibrationen einer membranös verschlossenen Pfeife hervorgerufen sind, deren unteres Ende in das Wasser taucht, in welchem das Gehörorgan liegt. Diese Bewegungen der Steinchen sind überhaupt immer zu langsam, als daß sie Schallwellen erzeugen könnten; nur bei ihrem Anstoßen an den Nerv könnten sie, wie eine verstärkte Arterienpulsation in unserem Ohr, eine Gehörsempfindung vermitteln, dem aber eben dadurch vorgebeugt ist, daß die Steinchen stets von der innern Wand zurückgeschleudert werden, sobald sie sich ihr nähern.

So einfach wie bei den Wirbellosen ist das Gehörorgan nirgend mehr in der Reihe der Wirbelthiere, denn selbst Petromyzon, von dem man früher glaubte, es gliche sein Gehörorgan dem der Wirbellosen, besitzt nach J. Müller's Beobachtungen ein complicirtes Labyrinth mit halbcirkelförmigen Canälen. Dreierlei Arten der Schallleitungen sind es nun, welche bei dem Hören der Wirbelthiere bald einzeln, bald vereint zur Sprache kommen. Nämlich 1) die Schallleitung durch feste Körper, 2) durch Wasser, 3) durch Luft, welchen drei Arten verschiedene Anordnungen in den akustischen Apparaten entsprechen.

Unter diesen drei Gesichtspunkten werden wir zunächst das Hören und die Function der einzelnen Theile des Gehörorgans betrachten.

1. Hören durch Schallwellen in festen Körpern.

Schallwellen fester Körper entstehen durch plötzlich erfolgende Veränderungen in der Cohärenz ihrer kleinsten Theile, wenn diese an sich die Eigenschaft besitzen, mit einer gewissen Schnelligkeit den früheren Cohärenzzustand wieder herzustellen. Es sind dieses die elastischen Körper. Veränderung der Oberfläche kann dabei sichtbar sein oder nicht. Im ersteren Fall nennen wir die Schwingungen des Körpers Beugungswellen, im letzteren Verdichtungs- und Verdünnungswellen. Beide Arten von Wellen können fortschreitend oder stehend sein, werden aber jederzeit in den schalleitenden Körpern zu fortschreitenden, durch welche sie unter den geeigneten Bedingungen zu unserem Ohr gelangen, und eine Schall- oder Tonempfindung vermitteln können. Als oberster Grundsatz bei der Schallleitung gilt der, daß sich unter allen Bedingungen der Schall am besten in dem Medium fortpflanzt, in welchem er erzeugt worden, d. h. die primär erregten Wellen behaupten ihre Elongation am längsten und vollkommensten, je geringer der Unterschied des schalleitenden und schallerregenden Mediums ist. Deßhalb pflanzt sich z. B.

Digitized by Google

der in festen Körpern erzeugte Schall am besten in festen Körpern fort, der in der Luft erzeugte dagegen schwer in feste Körper.

Das Gehörorgan der Wirbelthiere wird überall von mehr oder minder fester Substanz umschlossen; bei den Knorpelfischen allein noch von Knorpel-, bei allen übrigen Thieren von Knochenmasse, und zwar zeichnet sich dieselbe fast immer durch den großen Grad ihrer Härte (Felsenbein) aus. Diese Härte verleiht der Hülle des Gehörorgans einen möglichst hohen Grad von Elasticität, obwohl man im gewöhnlichen Leben solch unnachgiebigen Körpern gerade keine Elasticität zuschreibt.

Der knöcherne Gehörgang, die Paukenhöhle mit dem knöchernen Labyrinth steht in unmittelbarem Zusammenhang mit den übrigen harten Theilen des Kopfes. Von jedem Theil des Kopfes aus wird sich der in festen Körpern erzeugte Schall leicht bis zu dem inneren Ohr fortpflanzen, und zwar mit um so größerer Intensität, je zugänglicher die Knochensubstanz selbst ist, je weniger dämpfende Körper, wie Muskeln, Fett ꝛc. zwischen ihr und dem tönenden Körper sich vorfinden. Um hierüber Versuche anzustellen, verschließen wir den äußeren Gehörgang und die Nasenlöcher mit feuchten Fließpapier-Pfropfen, setzen eine tönende Stimmgabel nach einander auf verschiedene Punkte des Kopfes auf, und vergleichen die Intensität der Tonempfindung von diesen Punkten aus. Dabei finden wir die größte, wenn wir die Stimmgabel auf die Zähne des Oberkiefers aufsetzen, dann an dem äußeren Gehörgang, am Zitzenfortsatz; die schwächste, wo, wie an der Wange, größere Muskelmassen locker auf den Knochen aufliegen.

Bei dem gewöhnlichen Hören benutzen wir diese Leitung in der Regel nicht, weil das, was wir hören wollen, meist durch Schallwellen der Luft zu unserem Gehörorgane kommt, welche aufzunehmen das Ohr sehr geeignete Apparate besitzt. Dagegen nehmen wir diese Leitung häufig in Anspruch bei dem sogenannten Horchen; natürlich kann nur dann ein wirklicher Vortheil aus dieser Art der Leitung gewonnen werden, wenn es sich darum handelt, sehr geringe oder zu entfernte Schwingungen fester Körper zu vernehmen. So legt der Indianer den Kopf auf die Erde, wenn er die Fußtritte der Feinde oder den Hufschlag der Pferde in den Steppen erspähen will, so benutzen wir bei der Exploration der Brustorgane am Krankenbett das Stethoskop um die Schwingungen der Herzklappen, oder der Stimmbänder, oder der feinen Luftröhrenästchen zu belauschen.

So selten daher auch gemeiniglich diese Leitung der Schallwellen benutzt wird, so interessant ist doch in mancher Beziehung das Studium derselben zur Erforschung gewisser Leistungen, welche wir vom Gehörorgan präsumiren können.

Zuerst einige Experimente, welche uns beweisen sollen, daß bei dieser Leitung immer die Resonanz der leitenden Körper mit im Spiele ist.

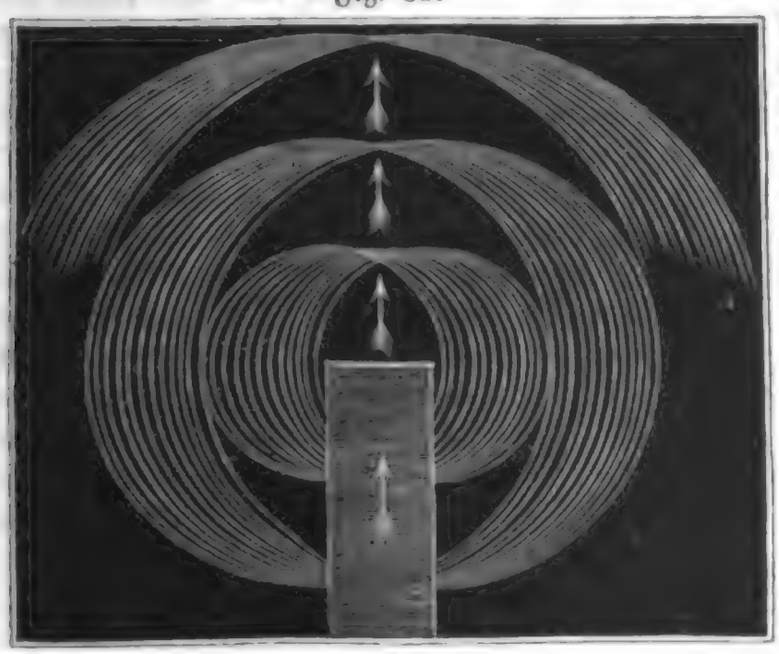
Es ist eine bekannte Thatsache, daß, wenn wir einen Metallstab an eine Schnur binden, die beiden Enden derselben um den Finger wickeln, diese fest in den äußeren Gehörgang einfügen und den an der Schnur hängenden Stab anschlagen, ein viel deutlicherer und lauterer Klang vernommen wird, als durch die Luft von demselben Stab bei seiner Erschütterung zu unserem Ohr gelangt. Allein es ist durchaus nicht die Schnur dabei bloß als festerer Körper wirksam, sondern sie muß einen gewissen Grad von Elasticität besitzen, sie muß also im Stande sein, selbstständig mitzuschwingen. Dies geht daraus hervor, daß der Ton fast gar nicht oder nicht stärker als durch die

Digitized by Google

Luft gehört wird, wenn wir den Stab nicht an der ganzen Schnur hängen lassen, sondern die Schnur etwa in ihrer Mitte an ein paar Hanffäden aufhängen und die übrige Partie derselben, welche mit unseren Ohren in Verbindung gesetzt ist, erschlafft lassen. Spannen wir nun die beiden Schenkel der Schlinge, in welcher der Stab hängt, in ihrer Mitte etwa in einen Schraubstock, so können wir, während wir die anderen mit den Ohren verbundenen Hälften der Schnur allmälig anspannen, den Ton des Metallstabes immer mehr und mehr anschwellen machen, so zwar, daß seine Intensität proportional mit dem Grad der Spannung wächst. Nehmen wir statt einer gewöhnlichen Schnur eine Darmsaite, welche sich leichter in verschiedene Spannungsgrade versetzen läßt, so findet etwas Aehnliches statt, auch wird der Ton des Stabes (in diesem Falle benutzte ich eine Stimmgabel oder auch ganz dünne, massive Glasstäbchen, um das Uebergewicht der Masse möglichst zu verringern) nicht modificirt durch den Ton der Saite, welchen sie bei einer bestimmten Länge und Spannung giebt, vielmehr hören wir in solchem Fall immer zwei Töne, nämlich den der Saite und den der Stimmgabel: den letzteren bloß ab- und anschwellen, den ersteren höher und tiefer werden, wobei das allgemeine Gesetz der Wellenbewegung in Geltung tritt, nämlich daß zwei oder unbestimmt viele Wellen sich durchkreuzen können, ohne sich in ihrem Fortschreiten gegenseitig zu stören.

Eine weitere bekannte Thatsache ist, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eine verschiedene in verschiedenen festen Körpern ist. So leitet Eisen den Schall 10½mal, Holz 11mal so schnell als die Luft. Bei der Kleinheit des Gehörorgans kommt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit gar nicht in Betracht, vielmehr müssen wir annehmen, was keines weiteren Beweises bedarf, daß in demselben Moment, in welchem ein Punkt des knöchernen Theiles des Gehörorgans von einer Schallwelle getroffen ist, dieselbe bereits auch alle übrigen Punkte desselben so gut als gleichzeitig durchlaufen hat. Dabei werden alle Punkte desselben gleichstark erschüttert, obwohl es wahr ist, daß unter gewissen Bedingungen der Schall sich in der Richtung des ursprünglichen Stoßes intensiver fortpflanzt als in den anderen Richtungen. Das letztere findet nämlich statt im unbegränzten Raum, wenn, wie dies in gewissen Fällen denkbar ist, der Anstoß gegen den der Wellenbewegung fähigen Körper in einer gewissen Breite geschieht, wodurch eine Reihe nebeneinander liegender kreisförmiger Wellen hervorgerufen werden, welche sich in einer mit der Breite des Anstoßes parallelen Richtung decken und dadurch verstärken, an den freien Enden aber nicht (Fig. 63). Im begränzten Raum findet dies dagegen nicht statt, und um so weniger, je kleiner derselbe im Vergleich zu der Breite des schallerregenden Anstoßes ist. Zugleich haben wir uns den Felsentheil des Schläfebeins als einen

Fig. 63.



der Art elastischen Körper zu denken, daß in ihm eine Vergrößerung der Oberfläche gleichartig schwingender Theile stattfindet. Begränzung der Oberfläche und Vergrößerung der Oberfläche gleichartig schwingender Theile sind die Bedingungen der Resonanz; diese muß daher auch nothwendig in dem Gehörorgan eine gewisse Stärke des Schalles erzeugen, welche freilich nur in bestimmten Fällen die ursprüngliche überwachsen kann [1]).

Endlich haben wir noch Savart's [2]) Untersuchungen hervorzuheben. Wenn ein System mit einander verbundener Körper in schwingende Bewegung geräth, so nehmen, wie er zeigte, alle Theile dieses Systems, welche Lage sie gegen einander haben mögen, gleichzeitig Schwingungen an, welche vollkommen die nämliche Periode behaupten. Es findet dieser wichtige Satz seine Anwendung auf die Windungen der Schnecke und das System der Gehörknöchelchen. Gehen wir von den einfacheren Verhältnissen aus, und construiren ein System von rechtwinklig auf einander stehenden Platten (Fig. 64), dessen unterster $a\,a'$ in der Richtung der Pfeile zunächst die Schallwellen zugeführt werden, so geräth dieselbe in transversale Schwingungen, welche sich in die senkrecht darauf stehende Platte b als longitudinale, in die Platte $c\,c'$ als transversale, und von da in die Platte d wieder als longitudinale fortpflanzen. Durch diese successive Umwandlung erfährt jedoch die Schwingungsbewegung keine Abänderung ihrer ursprünglichen Periodicität. Wohl sind in frei schwingenden Streifen bei gleicher Länge die longitudinalen Schwingungen im Allgemeinen viel schneller als die transversalen; bei jener Combination jedoch modificiren sich die beiden Arten von Schwingungen so, daß die secundären Erschütterungen der senkrechten Platten, die für die transversale Bewegung erforderliche Langsamkeit, und die der horizontalen Platten die für die longitudinalen erforderliche Schnelligkeit haben. Man ersieht dieses aus den Knotenlinien, welche auf den longitudinal schwingenden Platten des Systems weiter aus einander, auf den transversal schwingenden näher zusammenrücken. Die longitudinale Bewegung der ersteren entspricht dadurch der Schwingung einer viel längeren, die transversale der letzteren einer viel kürzeren frei schwingenden Platte. Daraus geht eine Compensation hervor, welche den Isochronismus der Perioden beider Schwingungsarten sichert [3]). J. Müller hat von hier aus schon auf die Analogie dieser Anordnung von Platten mit dem Bau der Schnecke aufmerksam gemacht, indem er folgende schematische Figur dieses Apparates giebt (Fig. 65), in welcher die senkrechte Platte der vorigen Figur $b\,d$ in den Modiolus, das System der horizontalen Platten in die Spiralplatte der Schnecke umgezeichnet ist. In welcher Richtung von den Kopfknochen her dem Modiolus oder der Spiralplatte der Stoß zugeführt wird: in allen Theilen der Schnecke bleibt sich die Direction der Schallwellen gleich.

Fig. 64.

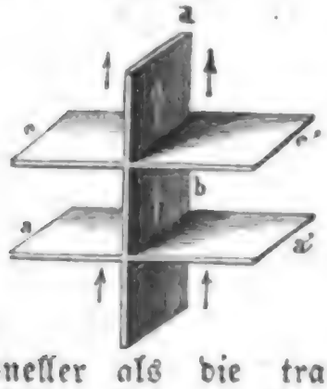
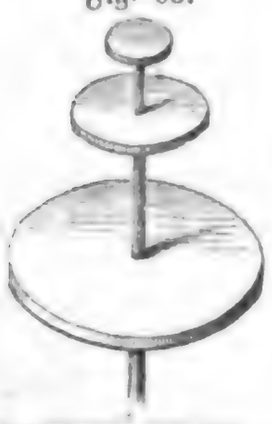


Fig. 65.



Zur Erleichterung der Mittheilung der Schwin-

[1]) Weber, Wellenlehre auf Experimente gegründet p. 537.
[2]) Experimentalphysik v. Biot übers. v. Fechner II p. 128.
[3]) Biot II. pag. 128.

Digitized by Google

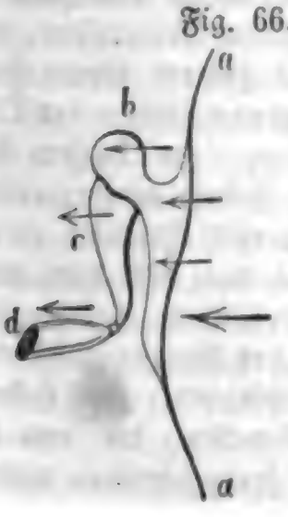
gungen hängen die horizontalen Platten (der schematischen Figur) in Form eines spiralförmigen Treppenganges unter einander zusammen. Auf dieser festen Platte breitet sich nun der eine Zweig des Acusticus aus und zwar vermöge der Anordnung der Windung mit einer ansehnlichen Fläche im kleinsten Raum. Die ganze Bahn der Gänge beträgt gegen 10‴ — 11‴. Bei dem unmittelbaren Zusammenhang dieses Theils des Gehörorganes mit den festen Wänden des Labyrinthes und Kopfes empfängt der Nerv die Schwingungen dieser festen Theile unmittelbar und durch den begränzten Körper der Schnecke offenbar verstärkt, während die Fasern des anderen Zweiges die Wellen immer erst aus zweiter Hand, d. h. durch das Labyrinthwasser erhalten, welche Leitung neben jener übrigens auch innerhalb der Schnecke zu Stande kommen kann. Schon E. H. Weber hat die Schnecke als das Organ bezeichnet, welche vorzüglich zu dem Hören der den festen Theilen des Kopfes mitgetheilten Schwingungen bestimmt sei.

Auffallend ist jedoch, daß dieses Organ gerade erst bei denjenigen Wirbelthieren auftritt, bei welchen das Hören durch die festen Theile des Kopfes nicht so ausschließlich stattfindet als bei denen, welche dieses Organs ganz entbehren. Eine Schnecke findet sich nämlich weder bei den Fischen noch bei den nackten Amphibien, sondern erst bei den beschuppten und den übrigen Wirbelthieren. Zweierlei ist möglich: entweder es erfordert der schwere Uebergang der Luftwellen an feste Körper bei den in der Luft hörenden Thieren die Schnecke als Hülfsorgan für die trotz der schweren Uebertragung der Schwingungen doch in die festen Theile des Kopfes fortgepflanzten Luftwellen, oder die Schnecke steht gerade in einer bestimmten Beziehung zu dem Hören in der Luft.

Wir versparen diese Untersuchung auf später; hier hat uns zunächst nur die unläugbare Thatsache beschäftigt, daß diejenigen Schwingungen, welche einmal zu den Kopfknochen fortgepflanzt sind, in der Schnecke verstärkt, an möglichst vielen Punkten mit Wahrung ihrer ursprünglichen Periodicität, und am leichtesten zu der Ausbreitung des Gehörnerven gelangen können.

Wir hätten nun noch der Schallleitung durch die Kette fester Körperchen zu gedenken, welche als Gehörknöchelchen von der einfachsten Form eines Stäbchens bis zur gegliederten Reihe beweglicher Gebilde von verschiedener Form sich ausbilden, und von den nackten Amphibien an bei keinem Wirbelthiere mehr fehlen. Da jedoch ihre Function in viel engerem Zusammenhang mit der Zuleitung der Schallwellen durch die Luft als mit der durch feste Körper zusammenhängt, so betrachten wir ihre Function erst später, und begnügen uns hier nur mit der Andeutung, daß die Richtung, in welcher die Schwingung durch sie hindurchgeht, genau durch das vorhin erörterte Gesetz der Fortpflanzung des Stoßes durch ein System in verschiedenen Ebenen über einander gebauter Platten bestimmt wird, wie Figur 66 versinnlicht.

Fig. 66.



a a Trommelfell.
b Hammer.
c Ambos.
d Steigbügel.

Jetzt gehen wir zu einigen Versuchen über, welche das Zusammenwirken der beiden Ohren bei der Zuleitung der Schallwellen durch feste Körper beurkunden.

Hängt man in die Schlinge einer Schnur einen tönenden Körper auf, so vernimmt man den Ton desselben viel

Digitized by Google

stärker, wenn man die beiden Schenkel der Schlinge durch die Finger der beiden Hände in beide Ohren einführt, als wenn man die beiden Schenkel um einen Finger gewickelt nur in das eine Ohr bringt und das andere Ohr geöffnet läßt. Eine Zwischenstufe der Intensität der Schallempfindung findet man dann, wenn man letzteren Versuch so anstellt, daß man das andere Ohr ebenfalls verstopft. Die Vermuthung, daß in diesem Fall vielleicht die in dem äußeren Gehörgang eingeschlossene Luft resonirt, wird dadurch beseitigt, daß erstens derselbe Erfolg eintritt, wenn man die Finger so tief als möglich in den Gehörgang einschiebt, und diesen außerdem noch mit gekautem Papier verstopft, als auch dadurch, daß der Ton nicht in seiner Stärke schwankt, wenn man die Finger mit den Schnurenden in der ersten Modification des Versuchs bald bloß fest auf der oberen Wand des äußeren Randes des Gehörganges aufsetzt oder die Finger tiefer in den Gehörgang einsenkt; oder endlich wenn man bei der zweiten Modification ein das andere Ohr eng umschließendes Becherglas aufsetzt oder nicht. Hieher gehört noch ein merkwürdiger Versuch, welcher in dem ersten Augenblick zu beweisen scheint, daß, wenn Schallwellen durch die Luft und zugleich durch die festen Theile des Kopfes zu dem Gehörorgan gelangen, die ersteren die letzteren in ihrer Wirkung beeinträchtigen. Denn setzt man eine tönende Stimmgabel auf dem Kopf auf, so vernimmt man den Ton viel intensiver, wenn man die beiden Ohren zugleich fest verstopft hat. Setzt man die Stimmgabel ferner auf dem Schuppentheil des rechten Schläfenbeins auf, so scheint uns der Ton in dem linken Ohr viel stärker, wenn wir dieses zugleich verstopfen. Nehmen wir endlich den Stiel der Gabel zwischen die Zähne, schlagen die Zinken an, und verstopfen abwechselnd das rechte und linke Ohr, so erscheint der Schall immer in dem verstopften bei weitem intensiver, und da wir die Richtung des Schalls aus der größeren Intensität des Tons auf der einen oder anderen Seite beurtheilen, scheint uns bei diesem Experiment der Schall bald von rechts, bald von links zu kommen, wo eben das Ohr verstopft ist. Gleichgültig ist, wie wir das Ohr verstopfen, ob mit einem festen, die Resonanz verstärkenden, oder mit einem weichen dämpfenden Körper (Baumwolle). Nur in einem einzigen Fall bleibt die Gehörempfindung intensiver auf der Seite des offenen Ohres, wenn wir nämlich beim Aufsetzen der Stimmgabel auf dem Kopf gleichzeitig die schwingenden Zinken direct gegenüber dem äußeren Gehörgang des offenen Ohres bringen. In diesem Fall ist nämlich der Eindruck, welchen der Nerv vom Trommelfell her empfängt, stärker als der durch die Kopfknochen zugeleitete, wie man sich leicht durch vergleichende Versuche überzeugen kann. Um aber zu bewerkstelligen, daß ich durch die festen Theile des Kopfes einen intensiveren Eindruck bekomme als durch die Luft, nehme ich ein eisernes Stäbchen zwischen die Zähne, und nun gebe ich ihm eine solche Direction, daß, wenn auf seinem freien Ende die Stimmgabel senkrecht aufgesetzt wird, deren schwingende Zinken der Ohröffnung gerade gegenüber und möglichst nahe kommen. In diesem Fall wird der Ton scheinbar auf die andere Seite geworfen, sobald ich das andere Ohr verstopfe, wie in den früheren Versuchen. Um dieses Resultat zu erzielen, ist also zum mindesten eine gleiche Intensität der auf dem einen und anderen Weg der Schallleitung erzeugten Tonempfindung erforderlich.

Es wäre nun denkbar, daß durch die Verstopfung des Meatus auditorius externus das Trommelfell, in seinen Excursionen behindert, als festerer Körper figurirte, welcher mit voller Stärke die Schallwellen, die von der Wandung der Trommelhöhle in die Luft derselben fortgeschritten waren,

Digitized by Google

reflectirte. Daß dem aber nicht so ist, sehen wir aus Folgendem: wenn wir einen gläsernen, das ganze äußre Ohr in sich einschließenden und ringsum fest auf der Umgebung desselben aufsitzenden Cylinder am freien Ende mit einer dünnen Membran, der wir durch den Finger verschiedene Grade der Spannung geben können, überbinden, so ruft eine Verschiedenheit der Spannung durchaus keinen Unterschied in der Empfindung hervor. Die größere Intensität bleibt in allen Fällen auf der Seite, auf welcher der Cylinder aufgesetzt wird. Ich habe den gleichen Versuch mit dem von J. Müller angegeben Apparat angestellt (Fig. 67). Es ist ein kleiner hölzerner Cylinder *c* von 8‴ Durchmesser im Lichten und 4″ Länge, an seinem unteren offenen Ende *a* so verjüngt, daß er sich in den äußeren Gehörgang einfügen läßt; über das obere weitere Ende ist eine dünne Membran *e* ganz locker gespannt. Ein kleines hölzernes Stäbchen *b* ist an einem Draht befestigt, welcher um den Cylinder herumgeht und als Hypomochlion für die auf- und niedergehende Bewegung des Stäbchens dient, durch welches die Membran tiefer oder weniger tief in den Cylinder gedrückt, und somit mehr oder weniger angespannt werden kann. Fügen wir diesen Apparat in das linke Ohr, und setzen die Stimmgabel auf den Schuppentheil des rechten Schläfenbeins, so hören wir den Ton der schwingenden Zinken bei jedem Grad der Spannung der Membran auf der Seite, auf welcher der Apparat eingeführt ist.

Fig. 67.

Alle Versuche einer physikalischen Erklärungsweise dieses Phänomens, welches, wie ich eben finde, auch Valentin schon aufgefallen ist[1]) sind, wie wir sehen, unzureichend. Auch Valentin's Vermuthung, daß sich einer einseitigen Leitung günstigere Verhältnisse darbieten als einer doppelten durch Luft und feste Theile zugleich, ist unseren eben gemachten Erörterungen zur Folge nicht stichhaltig, auch sonst physikalisch nicht leicht wahrscheinlich zu machen, so daß uns nur eine hypothetische Erklärungsweise übrigbleibt, welche von der bei Sinneswahrnehmungen so häufigen und so versteckten Mitwirkung unbewußter Geistesthätigkeit hergenommen ist. Wir wissen jetzt schon, daß die Beurtheilung der Richtung, in welcher ein Schall unseren Gehörnerv trifft, nicht aus unmittelbarer Sinnesthäthigkeit entspringt, daß im Gegentheil der Gehörsinn zu ihrer Unterscheidung ganz unbefähigt ist. Es bleibt dies also dem Urtheil allein überlassen. Dieses bestimmt die Richtung des Schalles aus dessen Intensitätsgröße in dem einen oder andern Ohr. Die Intensität im Allgemeinen heißt uns: das Verhältniß der Kraft zum Widerstand, weßhalb wir den Schall für den intensivsten halten, welcher durch die meisten dämpfenden Medien doch noch zu unserem Ohre dringt. Wir wissen aus Erfahrung, daß wir, wenn wir mit dem Finger das Ohr verstopfen, schwerer hören, wobei wir das Hören auf den gewöhnlichsten Fall beziehen, nämlich den des Hörens von Schallwellen der Luft. Halte ich nun die Stimmgabel mit den Zähnen, schlage sie an, während z. B. das linke Ohr verstopft ist, so vernehme ich denselben Schall zweimal, erstens nämlich mit dem rechten Ohr durch feste Theile und die Luft, zweitens mit dem linken Ohr bloß durch feste Theile. Unbewußt vergleiche ich den Schall, welcher durch die Luft in das rechte, und den, welcher durch die Kopfknochen in das linke Ohr dringt, mit einander, und weil der Schall

[1]) Valentin Lehrbuch d. Phys. d. Mensch. II. Auflage. Bd. II. p. 260.

Digitized by Google

auf der Seite des verstopften Ohres doch ebenso deutlich gehört wird als auf der Seite des nicht verstopften, durch welches ich für gewöhnlich und im Allgemeinen besser zu hören glaube als durch ein verstopftes, schließe ich unwillkürlich, daß die Intensität des Schalles auf der Seite des letzteren größer sein müsse als auf Seite des ersteren, obgleich sie in der That auf beiden gleich ist, und folgere dann weiter, wiederum der Gewohnheit folgend und den Sinneseindruck nach außen versetzend, daß der Schall aus derjenigen Richtung kommen müsse, in welcher das verstopfte Ohr sich befindet. Das ergiebt sich auch daraus, daß die Täuschung wegfällt, sobald ich auch vor dem nicht verstopften Ohr denselben Schall mit hinreichender Intensität hervorrufe, wie oben gezeigt wurde.

II. Hören durch Schallwellen im Wasser.

In dem Wasser zu hören, stellt der Organisation eine andere Aufgabe, als das Hören in der Luft. Bei beiden Arten ist jedoch ein und dasselbe Mittel in letzter Instanz benutzt, nämlich die Reduction der Schallwellen auf Schwingungen des Wassers, nämlich des Labyrinthwassers, mögen jene aus der Luft oder aus dem Wasser abstammen. Luftathmende und in der Luft hörende Thiere können auch gut unter Wasser hören, im Wasser lebende dagegen nur sehr schlecht in der Luft. Dies rührt von der ungleich größeren Schwächung der Schallwellen bei ihrem Uebergang von Luft an feste Körper als von Wasser an feste Körper her. Der Apparat der im Wasser hörenden Thiere wird deßhalb auch eine viel größere Einfachheit besitzen können als der in der Luft hörenden.

Allen Wirbelthieren, welche in ihrer Jugend (Amphibien vor der Verwandlung) oder ihr ganzes Leben Wasser athmend sind, fehlt die Schnecke, welche von den beschuppten Amphibien an bis zu den entwickeltsten Säugethieren in zunehmender Vervollkommnung sich findet.

Allen Wirbelthieren ohne Ausnahme ist gemeinschaftlich ein häutiges Labyrinth. Es besteht dasselbe aus *einem* in sich zurücklaufenden Canal, oder aus zwei oder aus drei solchen. Diese Canäle gehen immer aus von dem Alveus communis canalium semicircularium, welcher meist einen bald größeren bald kleineren sackartigen Anhang hat.

Der letztere, welcher in der Regel auch bei den Fischen vorhanden ist, vertritt hier jedoch nie die Stelle der Schnecke; denn neben dieser findet man auch bei den höheren Thieren an dem Alveus communis noch jenen sackartigen Anhang, freilich oft sehr verkümmert. Bald liegt dieses Labyrinth ganz in der Substanz der Schädelknorpel (Knorpelfische), bald nur theilweise eingeschlossen in den knöchernen Schädel, theilweise frei innerhalb der Schädelhöhle, zwischen deren Wandung und dem Gehirn (Knochenfische, Störe, Chimären), bald endlich in die Knochenmasse des Schläfenbeins ganz aufgenommen und, wie bei Menschen und Säugethieren, in einem durch seine Dichtigkeit sich auszeichnenden Knochenkern eingeschlossen.

Merkwürdig ist, daß bei den Cephalopoden in einem frühen Entwickelungsstadium eine vorübergehende Andeutung eines Labyrinthes auftritt, welches wir jedoch hier so wenig als bei einem anderen Wirbellosen im entwickelten Zustand antreffen.

Der Alveus communis und die Ampullen der halbcirkelförmigen Canäle sind neben der Schnecke die einzigen Stellen im Gehörorgan, an welchen

Digitized by Google

der Nerv ausgebreitet ist. Niemals werden die Bogengänge zu diesem Zweck benutzt. Wo wie bei Myxine und Bdellostoma nur ein ringförmig in sich zurückkehrender Canal das ganze Labyrinth darstellt, findet sich nur eine eng umgränzte Stelle, auf welcher der Nerv sich ausbreitet, und welche deßhalb als Alveus communis zu betrachten ist.

Dieses Gebilde ist schon mehr entwickelt und mit einem säckchenartigen Anhang bei den Fischen versehen, welche zwei halbcirkelförmige Canäle besitzen (Petromyzon, Ammocoetes). Jeder dieser Canäle entspringt hier mit einer dreihügeligen Ampulle aus dem Alveus communis, liegt auf der Oberfläche desselben und convergirt mit dem andern. Beide Canäle vereinigen sich bogenförmig und communiciren an dieser Stelle durch einen Spalt zum zweitenmal mit dem Alveus communis.

Die nächste Stufe der Entwickelung in der Reihe der Wirbelthiere beurkundet bei den übrigen Fischen die Bildung dreier halbcirkelförmiger von dem Alveus communis ausgehender Canäle. Hier treffen wir zuerst auch auf Concremente (Plagiostomen), oder harte knöcherne Gehörsteine, welche frei in dem alveus communis und dessen Anhang liegen (Knochenfische). Der letztere wird nämlich durch eine häutige Scheidewand in zwei untereinander zusammenhängende Kammern getheilt. Diese Kammern enthalten zwei Steinchen, einen kleineren von wechselnder Gestalt und einen größeren rundlichen oder länglichen an der Innenfläche zur Befestigung mit einem Grübchen versehen. Im vorderen Theil des Alveus communis findet sich ein rundlicher oder ovaler sehr glatter und harter Stein. Von den drei halbcirkelförmigen Canälen besitzt jeder zwei Schenkel, deren einer stets mit einer Anschwellung (der Ampulle) aus dem Alveus hervorkommt, während der andere entweder mit dem Schenkel des anderen vereint oder getrennt von ihm, nie aber mit einer Ampulle versehen, in das Vestibulum mündet. Von diesen drei halbcirkelförmigen Canälen steht der vordere und hintere senkrecht, der äußere aber horizontal. Wichtig sind hier die Differenzen in Beziehung auf die Gegenwart oder Abwesenheit einer häutig verschlossenen Ohröffnung im Schädel.

Während nämlich bei den Knorpelfischen eine Fortsetzung des Labyrinths bis zur äußeren Haut Regel ist, findet eine solche nur ausnahmsweise bei den Knochenfischen statt.

So giebt es bei den Plagiostomen eine Fortsetzung des Labyrinths bis unter die Haut. Bei den Haien geht eine canalartige Fortsetzung nur des knorpeligen Vestibulum bis in eine durch Haut geschlossene Oeffnung im Hinterhaupttheil des Schädels; bei den Rochen dagegen finden wir eine solche Fortsetzung des knorpeligen sowohl als des häutigen Labyrinths. Es zeigt sich nämlich in der Mitte der Hinterhauptsgegend eine bloß von Haut bedeckte Grube mit vier sehr kleinen Oeffnungen, von denen je zwei zu dem Gehörorgan auf der rechten und linken Seite führen, und zwar so, daß die beiden vorderen sich in das Vestibulum cartilagineum, die beiden hinteren in das Vestibulum membranaceum fortsetzen.

Schließlich haben wir noch die Nervenverbreitung in dem Gehörorgan der Fische zu erwähnen. Daß die Ampullen und das Vestibulum die einzigen Stellen für die Ausbreitung der Nerven sind, haben wir früher schon erwähnt. Bei den Knochenfischen findet man an der Stelle, wo der Acusticus an die Ampulle tritt, eine quere Vertiefung; von dieser Stelle aus erhebt sich in der Ampulle ein faltenartiger Vorsprung, durch welchen die Ampulle in zwei Theile getheilt wird. Der Nerv dringt durch die

Digitized by Google

Wand der letzteren in diese Scheidewand, löst sich bei seinem Durchtritt durch dieselbe in feine Zweige auf, und verbreitet sich so auf ihr und ihrer nächsten Umgebung in der Ampulle; ebenso wird ein Netz feinster Nervenverzweigungen um die Otolithen herum an der Wand des Vestibulum gebildet.

Auf dieser Stufe der Entwickelung bleibt das Labyrinth bis zu den nackten Amphibien stehen; erst bei den beschuppten tritt ein neues Gebilde dazu: die Schnecke.

So mannigfach auch bei den Amphibien das System der halbcirkelförmigen Canäle, deren hier immer drei sind, in Rücksicht auf Verbindungsweise und Ampullen gestaltet ist: immer mündet es in den Sack des Vestibulum ein, wo sich ein aus kohlensaurem Kalk bestehendes Concrement findet, während die ganze Höhle des Vestibulum mit einer milchigen Flüssigkeit erfüllt ist, die in großen Massen krystallinische Körperchen enthält. Bei den Cheloniern erweitert sich der knöcherne Theil des Labyrinths zu einer Blase, in welcher ein rundlicher membranöser Sack, die einfachste Bildung einer Schnecke, gelegen ist. Eine Membrana tympani secundaria verschließt den einen Eingang (fenestra rotunda) zu ihr, während sie zugleich durch einen engen häutigen Canal mit dem Anhang des Vorhofs in Zusammenhang steht, ohne daß jedoch der Hohlraum der Schnecke mit dem Hohlraum des Vestibulum in Zusammenhang steht [1]). Der Mangel eines Astes des Acusticus (denn das Bläschen wird bloß von einem Zweig des Facialis versorgt) zeigt, daß dieses Organ morphologisch wohl, aber nicht functionell der Schnecke der höheren Thiere gleich zu stellen ist.

Erst bei den Ophidiern, Sauriern und Crocodilen tritt die Schnecke als wesentlicher Theil des Gehörorgans auf, und zwar als ein kurzer am Ende etwas weiter werdender Schlauch mit einem durch die Membrana tympani secundaria geschloffenen runden Fenster. Eine Trennung des Innenraumes der Schnecke in zwei Abtheilungen, nämlich eine Scala tympani s. externa und eine Scala vestibuli s. interna, wird durch einen mit sehr feiner Membran überspannten Knorpelrahmen gebildet. Die Schenkel des letzteren vereinigen sich nach vorn und biegen schlauchförmig um, über welche Umbiegung sich dann neben der Gefäßhaut noch eine oberflächliche Membran fortsetzt, um die sogenannte Flasche zu bilden. Auf der über den Knorpelrahm ausgespannten Haut verzweigt sich der Ramus cochlearis nervi acustici. — In der Flasche befindet sich, wie in dem Vestibulum, eine Kalkmilch. Eigentliche Otolithen kommen nur bei einigen fischartigen Amphibien (Menobranchus) vor.

Bei den Vögeln, bei welchen das häutig-knorpelige Labyrinth von dem knöchernen durch eine Flüssigkeitsschicht getrennt ist, liegen die drei halbcirkelförmigen Canäle so, daß der hintere über den äußeren weggehend sich mit ihm kreuzt. Die drei Ampullen, welche hier vorkommen, haben im Inneren ein Septum für die Ausbreitung des Gehörnerven, welches in der vorderen und hinteren Ampulle einen nach oben und unten knopfförmig vorragenden freien Schenkel besitzt, und so ein mit den Querschenkeln angewachsenes, mit den senkrechten freischwebendes Kreuz darstellt. Die knöcherne Schnecke, eine kurze etwas gekrümmte stumpfe Röhre darstellend, umschließt eine knorpelig-häutige innere. Außen besteht die letztere aus einer Haut,

---

[1]) Rathke, über die Entwickelung der Schildkröten. p. 217.

Digitized by Google

welche mit vielen Fasern sich an die knöcherne Schnecke ansetzt. Knorpelrahmen und Septum zur Ausbreitung des Schneckennervs haben die größte Aehnlichkeit mit den gleichen Gebilden bei den beschuppten Amphibien, vorzüglich den Crocodilen.

Bei den Säugethieren ist die Summe der einzelnen das Labyrinth bildenden Theile allenthalben gleich, allein die Form derselben ist so vielen Schwankungen unterworfen, daß das Wesentliche vom Unwesentlichen zu unterscheiden oft sehr schwierig, wo nicht unmöglich wird. Beständig ist die Zahl der Bogengänge: nämlich drei. Sie münden bald mit fünf, bald mit vier Oeffnungen in den Vorhof. Größe, Weite und Form der Bogengänge ist sehr verschieden[1]). Ornithorhynchus und Echidna sind die einzigen Säugethiere, bei welchen eine große Unvollkommenheit der Schnecke gefunden wird, indem dieselbe nichts als ein einfaches Divertikel des Vorhofes darstellt. Eine ganz isolirt dastehende Anordnung bietet der Stachelameisenbär dadurch dar, daß seine rudimentäre Schnecke durch keine Fenestra rotunda mit der Trommelhöhle communicirt.

Hyrtl wählte folgende Nomenclatur der drei nie fehlenden Bogengänge, welche wir ebenfalls hier beibehalten wollen: der mit der oberen Kante der Felsenpyramide sich kreuzende Canal heiße: canalis superior, der gegen die Paukenhöhle hin convere: canalis externus, der gegen die hintere Fläche der Pyramide verlaufende: canalis posterior. Viel fester als die Schnecke sind im Allgemeinen diese Bogengänge von der Knochenmasse des Felsenbeins umschlossen, selbst bei den großen Pachydermen liegt über der Schnecke nur eine $^1/_3 - ^1/_2$‴ mächtige Schicht von Knochensubstanz, während ihre Bogengänge $2^1/_2 - 3$‴ tief in dieselbe eingegraben sind. Das Verhältniß der Weite zur Länge der Canäle ist bei dem Menschen am größten. Auch absolut steht die Stärke derselben bei dem Menschen in der zweiten Reihe, sie ist größer als bei dem Rhinoceros. Relativ zur Körpergröße haben Igel und Blindmaus die stärksten, die Wallfische die kleinsten Canäle. Nicht immer ist ihre Stärke an allen Punkten gleich; so besitzt z. B. der Biber in der Mitte des hinteren Bogenganges eine plötzliche Erweiterung. Der Durchschnitt der Canäle ist bald ein Kreis, bald ein kurzes Oval, wie bei dem Menschen. Die Messungen der Bogengänge ergeben folgende extreme Werthe ihrer Stärke:

Stärke der Bogengänge			
Oberer Canal.	Im Mittel: 0,55.		bei dem Menschen.
Maximum 1,000‴	Elephas africanus	Differenz 0,900‴	0,600
Minimum 0,100‴	Petaurus sciureus		
Unterer Canal.	Im Mittel: 0,44.		
Maximum 0,800‴	Trichecus rosmarus	Differenz 0,720‴	0,750
Minimum 0,080‴	Myoxus muscardinus		
Aeußerer Canal.	Im Mittel: 0,641.		
Maximum 1,200‴	Elephas africanus	Differenz 1,118‴	0,625
Minimum 0,082‴	Myoxus muscardinus		

Daraus sieht man 1) die geringen Schwankungen der Stärke, und 2) daß die Verhältnisse bei dem Menschen in dieser Beziehung nahe dem Mittel der extremen Werthe stehen.

---

[1]) Eine erschöpfende Darstellung dieses Gegenstandes findet man in Hyrtl »über das innere Gehörorgan«, dem die nachfolgenden Notizen entlehnt sind.

Digitized by Google

Die Krümmungslinien der Bogengänge stellen Kreisabschnitte dar (seltener Fall), oder Abschnitte einer Elipse, oder einer Spirale. Bei dem Menschen fehlt der Krümmungslinie nur sehr wenig zu einem vollkommenen Kreis. Bei den Cetaceen ist ihr Bogen ganz flach, und fällt bei Viverra Zibetha fast mit seiner Sehne zusammen. Bei den Chiropteren und den meisten Raubthieren ist die Krümmung nahezu rein kreisförmig. Auch winkelige Formen mit abgerundeter Spitze kommen vor bei Midaus javanus, Lutra brasiliensis, Viverra Zibetha, Dasypus Peba. Hie und da kommen verschiedene Krümmungslinien an den einzelnen Bogengängen ein und derselben Thierspecies vor. Bei den Marsupialien ist z. B. der hintere Bogengang spiralförmig gekrümmt. Auch kann die Krümmung des Canals ihre ursprüngliche Ebene verlassen und Sförmig ausgeschweift sein, wie an den beiden Schenkeln des oberen und an dem äußern Canal des Menschen, am äußeren Canal von Hippopotamus, am äußeren und hinteren von Phoca annellata und hispida.

Nicht bei allen Säugethieren stehen die Ebenen der Bogengänge rechtwinkelig auf einander, vielmehr kommen Schwankungen unter und über die Größe dieses Winkels hinaus vor. Extreme sind in dieser Beziehung ein Neigungswinkel von 140° bei dem Pferd, und 80° bei dem Elephanten; Chiropteren, Wiederkäuer, Dickhäute und Beutelthiere haben vollkommen senkrecht auf einander stehende Canäle.

Das Verhältniß der Bogengänge zu den Ampullen ist einer gewissen in einzelnen Punkten unveränderlichen Norm unterworfen. Ueberall z. B. beginnt ein Bogengang mit einer Ampulle, während an seinem Ende keine befindlich ist; ferner liegen die Ampullen immer an demselben Schenkel. Größenverhältniß und Form der Ampulle wechselt dagegen bei den verschiedenen Thieren mannigfach, jedoch nur in vereinzelten Fällen zeigen die Ampullen *eines* Thieres unter einander eine Größenverschiedenheit. Ovale stellen sie dar: bei Menschen, Affen, Wiederkäuern; sphärisch sind sie bei Nagern und Chiropteren. Stets ist die Vorhofsöffnung der Ampulle größer als ihre Oeffnung in den Bogengang. Die Länge der Ampullen schwankt in der ganzen Säugethierreihe zwischen 0,50 (Balaena mysticetus) und 2,60 (Elephas africanus), die Dicke zwischen 1,85 (Eleph. afric.) und 0,40 (Balaena mystic.). Bei dem neugeborenen Kinde beträgt jene 1,40, diese 1,20. Bei allen Thieren und dem Menschen vereinigt sich der hintere Schenkel des oberen und der obere Schenkel des hinteren Bogenganges zu *einer* in die hintere und obere Wand des Vestibulum einmündenden Röhre, deren Länge ziemlich varirt, und bei dem Menschen $^5/_4'''$, bei dem Dromedar $2^1/_2'''$ beträgt.

Nach dem Vorbild der Schnecke des Menschen ist dieses Gebilde auch bei den Säugethieren gebaut; nur die Balänen, Delphine und Monotremen machen eine Ausnahme. Bei den letzteren entspricht es mehr der Vogelschnecke, indem es einen hohlen halbmondförmig gekrümmten, an dem blinden Ende etwas aufgetriebenen Zapfen darstellt, bei den zwei erst genannten Ordnungen fehlt der Hamulus der Lamina spiralis und das Helicotrema.

Die absolut größte Schnecke besitzt Balaena Physeter, die kleinste Talpa. Relativ zur Körperstärke ist die Schnecke am größten bei den Chiropteren, am kleinsten bei den eigentlichen Cetaceen.

Dem Ornithoryhnchus paradoxus und der Echidna hystrix fehlt jede Schneckenwindung; fünf werden bei keinem Thiere erreicht. $2\frac{186}{360}$ hatte

ein 7monatlicher Embryo, $2\frac{245}{360}$ ein 50jähriges Weib. $4\frac{300}{360}$, das Maximum, hat Coelogenys Paca. Die Schnecken sind um so mehr gethürmt, je mehr die Schneckenwindungen sich an Größe gleich bleiben, um so niedriger, je schneller diese Größe abnimmt, wodurch es zugleich möglich wird, daß auch bei großer Windungsanzahl durch Ineinanderschieben die Schnecke niedrig bleibt.

Daraus erklärt sich die Möglichkeit eines großen Spielraumes der äußeren Form, ohne daß der eigentliche Typus im Wesentlichen geändert zu werden brauchte. Die Achse der Schnecke liegt nie horizontal, sondern immer schräg nach abwärts, und zwar durch sehr viele Grade der Neigung bei den verschiedenen Thieren bis zur vollständig senkrechten Stellung bei den Cetaceen. Stets ist die Scala tympani geräumiger als die Scala vestibuli, ohne daß dies Verhältniß von dem Größenunterschied des runden und ovalen Fensters abhinge. Dies gilt jedoch nur bis zu dem Ende der ersten Windung; von der dritten Windung an kehrt sich dies Verhältniß geradezu dadurch um, daß sich die Lamina spiralis ossea hier tiefer anheftet; die membranöse Spiralplatte neigt sich dabei so nach abwärts, daß sie nicht die gegenüberstehende Wand des Schneckengehäuses, sondern die Scheidewand der zweiten und dritten Schneckenwindung erreicht.

Was schließlich den Vorhof betrifft, so zerfällt derselbe überall in einen Recessus hemisphaericus und hemiellipticus. Beide trennt eine Knochenleiste von einander, an deren Anfang an der oberen Wand des Vestibulum ein Kegel gelegen ist, welcher aus einem System knöcherner, durch eine Oeffnung an der Spitze des Kegels mündender Röhrchen besteht: eine Analogie des Modiolus der Schnecke. Am entwickeltsten ist dieser Kegel bei dem Menschen, nur noch angedeutet bei Orang und Gibbon, sonst bei keinem Thiere mehr zu finden. Relativ am größten ist der Vorhof bei Elephas, Hippopotamus, Phoca und Trichecus; am kleinsten bei den meisten Cetaceen. Die größten Durchmesser beider Fenster zeigen folgende Extreme:

	Vorhoffenster.	Schneckenfenster
Maximum	2,200 (Elephant).	3,555 Seehund.
Minimum	0,300 (Mensch 60jährig).	0,443 Riesenfaulthier.

Nach diesen vergleichend anatomischen Vorbemerkungen, welche uns zum Verständniß der Leistung gewisser Theile unseres Gehörorgans unentbehrlich sind, gehen wir zu den eigentlich physiologisch-physikalischen Untersuchungen über, und unterscheiden erstens die Zuleitung durch Wasser zu dem Labyrinth, und zweitens die Schallwellen in dem Wasser des Labyrinths.

Aus dem im ersten Theil an die Spitze gestellten Grundsatz geht hervor, daß sich die im Wasser selbst erzeugten Schallwellen am leichtesten im Wasser, die in der Luft erregten dagegen unmittelbar schwerer in das Wasser und unvollständiger fortpflanzen. Vor Allem müssen wir aber hier darauf aufmerksam machen, daß die Güte des schalleitenden Mediums und die Schnelligkeit der Leitung in demselben nicht Verhältnisse sind, welche sich gegenseitig bedingen, oder mit einander nothwendig verbunden sein müssen. So hört man oft sagen: das Wasser leite besser als die Luft — während physikalisch allein richtig ist, daß für im Wasser erregte Schallwellen das Wasser, für in Luft erregte die Luft das beste leitende Medium ist. Davon überzeugt man sich leicht, wenn man die Leitung durch die Luft ganz ausschließt, indem man das Ohr

Digitized by Google

fest mit einem Papierpfropfen verschließt, worauf der Ton einer Pfeife fast nicht mehr gehört wird; setzt man nun die Pfeife (ohne Seitenlöcher) auf die Oberfläche des Wassers in einem mit demselben ganz gefüllten Becken auf, bringt an das verstopfte Ohr einen Conductor (eine Glasröhre), und taucht dessen anderes Ende in das Wasser, so hört man aus demselben den Ton der Pfeife ebenso schlecht als ohne Wasser und Conductor durch die Luft. Es beruht dies auf der Eigenthümlichkeit der Schallwellen (die auch den Lichtwellen unter gewissen Bedingungen zukommt), daß bei ihrem Uebergang von einem Medium in ein anderes eine Schwächung entsteht, indem nämlich ein Theil der Wellen reflectirt wird, und nur ein Rest direct in das neue Medium übergeht; dies findet statt: mag der Uebergang von einem dichteren in ein dünneres geschehen, oder umgekehrt. Wir werden übrigens noch Körper kennen lernen, welche auf eigenthümliche Weise diese Schwächung bedeutend zu neutralisiren vermögen, und als Leitungs-Vermittler auftreten. Es kann trotz der theilweisen Reflexion und dadurch zunächst erzeugten Schwächung des Schalls die ursprüngliche, ja eine noch größere Intensität des Schalles in dem neuen Leiter hervorgerufen werden, wenn derselbe vermöge seiner Textur und Cohärenz in Eigenschwingungen, deren Summe oder Elongation der ursprünglichen gleich oder mehr als gleich kommt, versetzt zu werden vermag. Ist der neue Leiter aber nicht fähig, selbst tönend zu werden, so kann der Schall durch Resonanz nur annähernd die gleiche Stärke wie in dem tonerregenden Körper bekommen, nie aber absolut stärker werden. Dies ist z. B. der Fall bei festen Substanzen, Brettchen u. dgl., wenn sie aus dem Wasser Schallwellen empfangen. Erregen wir nehmlich im Wasser einen Ton, so vernehmen wir denselben durch bloße Vermittlung der Luft außerordentlich schwach; setzen wir aber den gläsernen Conductor mit dem verstopften Ohr einerseits, mit dem Wasser andererseits in Berührung, so vernehmen wir den Schall aus dem Wasser durch den festen Körper sofort sehr deutlich.

Zweitens: Bringen wir an einer Schnur einen schweren Körper (ein Gewicht von 1 — 2 Pfd) an, versenken dasselbe in dem Wasser bis auf den Boden des Gefäßes, so daß die Schnur ungespannt im Wasser sich befindet, während ihr freies Ende um den Finger gewickelt fest in den äußeren Gehörgang des einen Ohres eingefügt ist, so hören wir den im Wasser erregten Ton sehr schwach durch die schlaffe Schnur, dagegen besser, wenn wir durch Erheben des Kopfes das Gewicht vom Boden des Gefäßes entfernen und dadurch die Schnur anspannen. Drittens: Erregen wir Schallwellen im Wasser, bringen zwischen die Schallquelle und den gläsernen Conductor, welcher, wie früher angegeben, in das Ohr gesteckt ist, einen festen Körper, ein Brettchen, so wird der Ton am stärksten gehört wenn wir die Glasröhre mit dem Brettchen in Berührung bringen, noch sehr stark, wenn wir es demselben ohne Berührung nähern, weniger stark, wenn wir das Brettchen ganz wegnehmen, und den Conductor nicht gerade in die Direction der ursprünglichen Schallquelle bringen, was die beiden anderen Male gleichgültig ist.

In diesen Fällen ist somit nicht von einer geradezu *besseren* Leitung zu sprechen, sondern von einer neu hinzukommenden Schallquelle, wodurch der ursprüngliche beim Uebergang in das neue Medium selbst geschwächte Schall gleichwohl zuletzt fast dieselbe Intensität *gewinnt*. In der gleichen Flüssigkeit kann der Schall sich nur vermindern oder gleich bleiben, nicht aber ohne weiteres stärker werden. Denken wir uns nämlich eine Flüssig-

Digitized by Google

keitsmasse, in deren Mitte ein Schall erregt wird, etwa durch einen Stoß, der von einem Punkte aus gleichmäßig nach allen Richtungen sich dem Flüssigkeitstheilchen mittheilt, so entsteht eine sphärische, nach allen Richtungen gleichmäßig sich ausdehnende Welle, die deßhalb ihre von Anfang an gewonnene Kugelgestalt beibehält. Nun wissen wir von den im Wasser fortschreitenden Beugungswellen, die viel zu langsam sind, als daß sie zur Tonerzeugung fähig wären, daß die Höhe des Wellenberges mit dem Fortschreiten der Welle abnimmt, während die Breite der Welle gleich bleibt.

Dies auf die Verdichtungs- und Verdünnungs- (die eigentlichen Schall-) Wellen des Wassers angewendet: so nimmt die Größe der Bahn der in der Richtung des Radius vor- und rückwärts schwingenden Theilchen bei dem Fortschreiten der Welle ab, während die Dicke derselben gleich bleibt. Die hohle Kugel gewinnt gleichmäßig an Durchmesser, ihr Umfang wächst daher wie die Quadrate ihrer Durchmesser, deßhalb nimmt die Intensität des Schalls im Quadrat der Entfernung der Welle von ihrem Ausgangspunkte ab. — Diese Abnahme tritt aber nicht ein in einer begränzten Flüssigkeitssäule.

Auch in den Flüssigkeiten pflanzt sich, wie in jedem anderen Medium, der ursprünglich in einer bestimmten Direction ausgeführte Stoß, trotz dem, daß die Welle auch in diesem Fall nach allen Richtungen fortschreitet, dennoch mit größerer Intensität in der Richtung des ursprünglichen Stoßes fort.

Endlich gilt von den Schallwellen im Wasser dasselbe, was wir von den Oberflächen-Wellen dieses Mediums wissen, nämlich daß sie bei ihrer Durchkreuzung keinerlei Störung in ihrem ursprünglichen Gang und ihrer ursprünglichen Form, sondern nur Vergrößerung ihrer Verdichtung oder Verdünnung erfahren, wenn sie mit den gleichnamigen Zuständen anderer Wellen, oder momentane Vernichtung oder Schwächung, so oft sie bei ihrer Durchkreuzung mit ungleichnamigen Theilen zusammentreffen.

Die Gesetze der Reflexion sind ebenfalls dieselben, indem nämlich die Schallwellen stets in demselben Winkel reflectirt werden, in dem sie auf den reflectirenden Körper auftrafen.

Wir gehen nun zu der Fortpflanzung der Schallwellen des Wassers in feste Körper über.

Es ist vorhin schon erwähnt worden, daß der Schall, trotz der ursprünglichen Schwächung, welche er bei dem Uebergang von Wasser in feste Körper erfährt, durch letztere doch stärker zu unserm Ohr gelangt, als man erwarten sollte; und es ist wahrscheinlich gemacht worden, daß hieran die Resonanzfähigkeit der festen Körper schuld ist.

Wir werden dies später noch durch einen directeren Versuch beweisen. Hier nur die Erwähnung des Müller'schen Experiments.

Ein Becken von beliebigem Material wird bis zum Rand mit Wasser gefüllt. Auf dem Wasser schwimmt, ohne das Becken zu berühren, eine Schale, in welcher man irgend wie einen Schall erregt.

Mit dem früher schon öfter erwähnten Conductor hört man den Schall, wenn die Schale und das Ohr durch ihn in leitende Verbindung gesetzt sind, sehr stark, während er bei verstopftem Ohr ohne diese Vermittlung natürlich nur sehr schwach vernommen wird. Aber auch ohne Berührung der Schale ist der durch den Conductor zugeleitete Schall noch viel stärker, wenn der Stab nur in das Wasser getaucht wird. — Offenbar also hat der Schall, von dem Wasser an feste Körper gelangend, zuletzt wenig von seiner Intensität ein-

Digitized by Google

gebüßt. Wenden wir dies auf das Hören im Waſſer an, ſo ſehen wir, daß die feſten Theile des Thieres ſchon ohne weiteres die Schallwellen aus dem Waſſer ſehr leicht aufzunehmen, und mit gehöriger Stärke zu dem empfindenden Nerv fortzupflanzen im Stande ſind. Aber nirgend liegen bei den Fiſchen die Knochen ſo unmittelbar bloß, ſondern ſind mit mehr oder minder dichten Schichten von Haut oder Muskeln überkleidet. Es fragt ſich alſo, ob dieſe dämpfenden Medien die Intenſität des Schalls nicht in hohem Grade ſchwächen? Auch hierüber hat uns J. Müller bereits aufgeklärt. Scheidewände, ſo dick wie 4—8 Lamellen Schweinsblaſe, dämpften nicht nur nicht, ſondern verſtärkten ſogar noch den Ton einer mit Membran geſchloſſenen und auf die Oberfläche des Waſſers geſetzten Pfeife, wenn der Schall mittelſt des Conductors aus dem Waſſer dem Ohr zugeleitet wurde.

Ein Stück Menſchenhaut oder die 3‴ dicke Wand eines Uterus ließen den Schall noch ungeſchwächt zu dem feſten Körper (dem Conductor) gelangen. Daraus iſt erſichtlich, daß ſelbſt bei den Fiſchen, bei welchen das Labyrinth ganz in den mit Haut und Muskeln überdeckten Kopfknochen gelegen iſt, die Schallwellen mit geeigneter Stärke den Nerv treffen müſſen; je geringer aber die Feſtigkeit des Skelets iſt, um ſo nothwendiger wird eine Communication des inneren Ohrs mit einer verdünnten Hautſtelle, oder eine unmittelbare Oeffnung des Labyrinthes nach außen.

Vorläufig wiſſen wir alſo jetzt, daß der Uebergang der Schallwellen von dem Waſſer zu dem Nerv durch Vermittlung der feſten Theile des Kopfes keinen weiteren Schwierigkeiten unterliegt. Man fragt daher billig weiter: wozu das nie fehlende häutige und ſo oft vorkommende knöcherne Labyrinth mit ſeinem Waſſer, da ja eine einfache Ausbreitung des Gehörnerv auf den feſten Theilen des Kopfes allein ſchon ausreichen könnte, Perceptionen des Schalls mit geeigneter Schärfe zu vermitteln?

Bei der Betrachtung der Schallwellen in dem Labyrinthwaſſer haben wir zuerſt den Beweis zu liefern, daß die das Labyrinthwaſſer einſchließenden feſten Wände den in ſie fortgepflanzten Schall reſoniren. Der Grund, aus dem wir hiervon ausgehen müſſen, liegt darin, daß wo wir ein feſtes Labyrinth neben dem häutigen finden, das letztere meiſt von einer bald kleineren bald größeren Quantität Flüſſigkeit umſpült iſt, ſo daß ſtets die Schwingungen des feſten Labyrinths, mögen ſie primär oder ſecundär erregt ſein, auf das Waſſer im häutigen Labyrinth ebenſo zurückwirken müſſen, als wäre das letztere gar nicht vorhanden und die Endolymphe direct von knöchernen oder knorpeligen Röhren eingeſchloſſen.

Ich hänge eine Marmorkugel an einer Schnur auf, ſchlage mit einem hölzernen Hammer daran und erhalte ſo einen ganz dumpfen klangloſen Schall. Habe ich nun ein hohes, cylindriſches, weites Glasgefäß, wie wir es zur Aufbewahrung größerer anatomiſcher Präparate benützen, ganz mit Waſſer gefüllt und laſſe die Kugel an der Schnur mit einem ganz kleinen Abſchnitt ihrer Fläche die Oberfläche der Flüſſigkeit berühren, klopfe in der Nähe des Aufhängepunktes der Kugel wiederum auf ſie, ſo vernehme ich bereits einen, wenn auch nicht ſehr ſtarken, doch deutlich hellen Klang, wenn das Glasgefäß auf einer elaſtiſchen Unterlage ſteht. Je tiefer ich die Kugel im Waſſer verſenke, deſto heller wird dieſer Klang, der nie der Kugel oder dem hölzernen Hammer angehören kann, ſondern dem Glasgefäß, deſſen Wandungen durch die Schallwellen im Waſſer zu ſelbſtſtändigen Schwin-

Digitized by Google

gungen angeregt werden. Man überzeugt sich bei diesem Versuch leicht, daß in diesem Fall der Boden des Gefäßes es vorzüglich ist, welcher in Schwingungen versetzt wird. Denn wird die Kugel nur sehr wenig eingetaucht, und der Schlag des Hammers nicht parallel der Schnur geführt, sondern in der Richtung eines Durchmessers, welcher die Verlängerung der Schnur senkrecht schnitte, so bleibt der Schall klanglos, als wenn die Kugel gar nicht ins Wasser getaucht wäre.

Ferner verschwindet der Klang bei der ersten Art des Anschlages fast vollkommen, so bald ich das Glasgefäß auf eine weiche, unelastische Unterlage stelle, er verschwindet aber nicht, wenn die Unterlage elastisch und die senkrechten Wandungen des Gefäßes mit den Händen umfaßt oder sonst an Schwingungen verhindert werden.

Ist nun die Kugel bis in die Mitte des Gefäßes untergetaucht, so wird der Klang des Schalles sehr laut und deutlich, dem vollkommen ähnlich, welchen ich durch Anschlagen der senkrechten Wände des Gefäßes erhalte, wenn ich den Hammer in der Richtung eines Kugeldurchmessers auffallen lasse, dessen Verlängerung die Wände des Gefäßes senkrecht trifft. Der Klang verschwindet, sobald die Wandung mit der Hand gedämpft wird. Hieraus ersieht man zweierlei: Erstens nämlich, daß feste Körper, welche eine Flüssigkeitssäule einschließen, die Schallwellen der letzteren sehr gut zu resoniren vermögen; zweitens aber auch, daß die in einer gewissen Richtung zunächst hervorgerufenen Schallwellen am besten in dieser Direction fortgepflanzt werden, was Müller und Weber schon durch andere Experimente erhärtet haben.

Daß außer dem Selbsttönen, wenn es überhaupt möglich ist, nebenbei noch die Reflexion der Schallwellen von den festen Wandungen einen erheblichen Grad erreichen kann, sehen wir aus Müller's Experiment, in welchem er die Pfeife und das eine Ende des Conductors in einen mit Wasser gefüllten in Wasser stehenden Glascylinder taucht, und den mit dem Conductor zugeleiteten Schall in der Nähe der ganzen Innenfläche des Cylinders verstärkt findet, selbst wenn der letztere mit der Hand umfaßt, an Eigenschwingungen demnach gehindert ist.

Wir müssen nun weiter sehen, wie sich von Membranen eingeschlossene und von Wasser erfüllte Räume erstens zu den festen Wandungen und zweitens an sich ohne weitere Umschließung durch diese verhalten.

Nach Müller's Versuchen ist eine Membran, mag sie gespannt sein oder nicht, im Stande, Schallwellen im Wasser zu verstärken, also als Resonator zu dienen. Ich wiederholte diese Experimente in der Weise, daß ich in das cylindrische mit Wasser gefüllte Gefäß eine große ebenfalls mit Wasser gefüllte Blase so aufhing, daß sie nirgend die Glaswände berührte. Kugel und Hämmerchen brachte ich in das Innere der Blase, und erzeugte durch Anschlagen einen Schall, welcher ebenfalls einen Klang bekam, so daß erwiesen war: es pflanze sich der im Wasser erregte Schall bis zu den Glaswänden durch die Membran hindurch fort. Doch war der Klang nicht so hell und vernehmlich als nach Entfernung der Blase. Es war übrigens gleichgültig, ob die Blase schlaffer oder gespannter war (was durch Einfüllen oder Entfernen von Wasser leicht bewerkstelligt wurde), obgleich es mir scheinen wollte, als beeinträchtige die Spannung der Membran etwas die Reinheit des Klanges. Keinen Falls hemmt somit eine Membran von der Dicke der Wandung des häutigen Labyrinths das Fortschreiten der Wellen des Labyrinthwassers zu dem festen Labyrinth und umgekehrt. Verstärkung

Digitized by Google

des Schalls konnte ich auf diese Weise keine wahrnehmen, die Müller's Versuchen zu Folge offenbar auch vorhanden ist, aber zunächst innerhalb der Blase wahrgenommen wird, wie indirect aus anderen Versuchen sich ergeben hat. Im Gegentheil war der Klang des Glasgefäßes etwas gedämpfter, so daß eine Zurückhaltung der Schallwellen innerhalb der Blase (bei dieser Dicke der Membran wenigstens) wahrscheinlich wurde. Doch bleibt es zweifelhaft, ob wir etwas Aehnliches von den so dünnen Membranen des häutigen Labyrinths erwarten dürfen.

So wird also Reflexion und Resonanz von Seite der festen Wandungen den Eindruck auf den Gehörnerven verstärken. Häufig finden wir bei den Fischen einen größeren oder kleineren Theil der Bogengänge ohne feste Umhüllung häutig in den Schädelraum hereinragen.

Versuche an einer mit Wasser theilweise gefüllten Blase haben ergeben, daß ihre Wandungen allein schon im Stande sind den in dem Wasser erzeugten Schall zu resoniren. Denn bringt man unter das Niveau des Wassers wiederum Kugel und Hämmerchen, und ruft durch Anschlagen einen Schall hervor, so hat er einen Klang, dem ganz ähnlich, welchen man durch Percutiren außen auf der Wandung der Blase mittelst eines Plessimeters erhält. Das Tympanitische des Klanges nimmt auch hier mit einem gewissen Grad der Schlaffheit zu, wie wir dies schon von der Diagnose des Emphysems her kennen. Daß in diesem Fall nicht primär von dem Wasser aus die in der Blase noch befindliche Luft in Schwingungen geräth, sondern erst durch die in Schwingung gebrachte Membran, sehen wir daraus, daß ein auch nur eine Linie über dem Niveau des Wassers befindlicher geschlossener Luftraum auf ähnliche Weise durchaus nicht in resonirende Schwingungen versetzt werden kann.

Bisher haben wir von der Gestalt des häutigen Labyrinthes ganz abgesehen. Betrachten wir jetzt zuerst die Bogengänge.

Aus Müller's Versuchen geht hervor, daß allerdings eine absolut ungeschwächte Fortleitung des Schalls in unbestimmte Entfernung durch ein mit Wasser gefülltes Rohr, mag es in Wasser liegen oder nicht, keineswegs stattfindet, daß ein Rohr von gewisser Länge (beiläufig noch 4″ in jenen Versuchen) dennoch diesen Dienst zu leisten im Stande ist. Es kommt somit den mit Wasser erfüllten Röhren nur in sehr geringem Grade das zu, was bei einem mit Luft gefüllten schalleitenden Communicationsrohr so auffallend deutlich ist; der Grund liegt darin, daß die Luftwellen schwer an die festen Wände des Rohres übergehen, während die Schallwellen des Wassers sehr leicht sich in feste Körper fortpflanzen. Während schon Müller's Versuche mit so kurzen Röhren eine Anwendung auf die noch viel kürzeren Röhren der halbcirkelförmigen Canäle erlauben, so glaube ich durch weitere Versuche diese Annahme noch mehr unterstützen zu können. Ich benutzte dazu das früher schon erwähnte große Cylinderglas, hing in dem Wasser an einem Faden einen oben und unten offenen Cylinder von sechs Zoll Länge und ein Zoll Durchmesser in Lichten zuerst so auf, daß seine Längsachse parallel den senkrechten Wänden des Glases war. Auf dem Niveau des Wassers setzte ich die an der Schnur hängende Marmorkugel bis in die Nähe ihres größten Kreises auf, und schlug mit dem hölzernen Hämmerchen in die Richtung der Längsachse des darunter befindlichen Cylinders. Ich vernahm den resonirenden Klang des Bodens meines Glasgefäßes, und nur diesen allein, um etwas stärker als bei Abwesenheit des Cylinders.

Nun drehte ich den letzteren um 90 Grad, wodurch also seine beiden

Digitized by Google

Oeffnungen gegenüber den Wandungen des Glasgefäßes standen; jetzt gab der Schlag auf die Kugel, in derselben Richtung geführt wie vorhin, sofort den Klang der Seitenwandungen des Gefäßes. Die Schallwellen bekamen demnach eine auf die ursprüngliche Richtung des Stoßes rechtwinkelig stehende Direction.

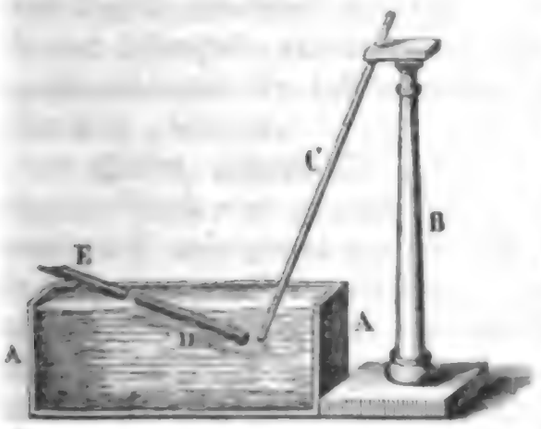
Daß Röhren mit nicht starren, sondern biegsamen, elastischen Wandungen ebenfalls im Stande sind, den in ihrem flüssigen Inhalt erzeugten Ton in einer von ihrem Verlauf abhängigen Richtung fortzuleiten, davon können wir uns am leichtesten bei der Auscultation der großen Gefäßstämme des Herzens bei Krankheiten der Semilunarklappen der Aorta überzeugen, welche wir aus dem am Rand des Sternums (dem Verlaufe der Aorta entsprechend) am stärksten vernehmbaren systolischen oder diastolischen Geräusch mit Sicherheit zu diagnosticiren im Stande sind. —

Es käme nun darauf an, zu untersuchen, bei welcher Länge, welchem Durchmesser, und welcher Form Röhrchen geeignet sind, einen Schall von bestimmter Intensität und bestimmtem musikalischen Werth in der Richtung der Röhren ungeschwächt oder verstärkt fortzuleiten.

So lückenhaft bis jetzt auch hierüber meine Beobachtungen sind, so will ich doch Methode und Resultate angeben, welche uns wenigstens definitiv überzeugen können, daß in den Bogengängen die Fortleitung des Schalles vorwaltend in der Richtung ihrer Krümmungen geschehen muß.

Eine hölzerne Wanne *A* (Fig. 68) ist ganz mit Wasser gefüllt. Der in das Wasser tauchende Conductor *C* ist ein für allemal an dem Arm des Stativs *B* fixirt, so daß keine Variation in der Tiefe seiner Einsenkung unter das Niveau des Wassers stattfinden kann. *D* ist ein Glascylinder. *E* ist die mit einer Membran geschlossene, einen Fuß lange hölzerne Pfeife ohne Seitenlöcher.

Fig. 68.



Das eine Ohr des Gehülfen ist mit einem nassen Papierpfropf fest verstopft, und mit dem Conductor in Verbindung, das andere ist ebenfalls fest verstopft. Er hat das Gesicht von der Wanne abgewendet, oder die Augen geschlossen, so daß er nicht sehen kann, welche Stellung der Glascylinder zu dem Conductor während des Versuches bekommt.

Das Anblasen der Pfeife muß nun ganz gleichmäßig geschehen, was man mit einiger Uebung bald erlernen kann. Um jedoch auch hierfür eine Controle zu haben, giebt ein Dritter die etwa bemerkbaren Schwankungen in der Stärke des Blasens an, indem er den Ton durch die Luft hört, und von dem Apparat abgekehrt ist. Dadurch sind die bei Gehörsempfindungen so leicht eintretenden Täuschungen, wie ich glaube, möglichst verhütet.

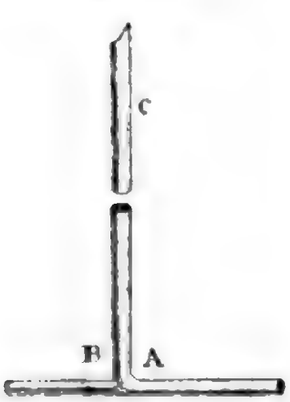
Die Röhren, welche angewendet wurden, waren gerade wie *D*, welche einmal eine Länge von 17, das anderemal von 25 Centim., und einen Durchmesser im Lichten von 3 im ersten, und $2\frac{1}{3}$ Centim. im zweiten Fall hatten. Die Pfeife wurde hart an die eine Oeffnung der Röhre gehalten, öfter auch in die Röhre etwas hineingesteckt. Indem nun diese Oeffnung gleichsam den fixen Punkt darstellte, wurde die Röhre langsam in einer horizontalen Ebene unter Wasser in einem halben Kreis bewegt; jedesmal, ehe die Pfeife angeblasen wurde, ließ man das Wasser vollkommen ruhig werden. Es wurde von dem durch den Stab Hörenden stets dann der Ton als am

Digitized by Google

stärksten angegeben, wenn sich die Oeffnung der Röhre gegenüber dem Conductor befand; das geschah bei der kürzeren sowohl als bei der längeren Röhre.

Nun wurde eine im Knie gebogene Röhre zum Versuch angewendet. Der eine Schenkel hatte 14, der andere 15 Centim. Länge. Ihr Durchmesser betrug im Lichten 1,5 Centim. Die Pfeife bildete immer die Fortsetzung des einen Schenkels und wurde in dieser Lage durch den Blasenden gehalten, welcher sich mit der Oeffnung des anderen Schenkels dem Conductor bald näherte, bald von ihm entfernte. Auch hier wurde immer ganz bestimmt der Ton dann als am stärksten vernehmbar bezeichnet, wenn die letztere Oeffnung dem Conductor gerade gegenüber stand. Wurde der Conductor auch ganz nahe an das Knie der Röhre gebracht, so war der Ton hier doch noch schwächer gehört als der Oeffnung des Schenkels gegenüber. Offenbar also wurde in diesen Fällen stets der Ton im Inneren der Röhre, wenn auch nicht vollständig, doch sehr merkbar zurückgehalten, und die Wellenbewegung wurde in der Richtung der geraden ebenso wie der gekrümmten fortgeleitet. — Es konnte aber doch noch immer der Einwurf gemacht werden, daß der Schall besser von den festen Theilen der Röhre geleitet wird, und daß das Resultat des Experiments ganz einfach von der schon bekannten Resonanzfähigkeit fester Körper im Wasser abzuleiten sei, nicht aber von einer concentrirteren Schallleitung im Wasser innerhalb der Röhre, wie das bei mit Luft erfüllten Röhren der Fall ist. Zu dem Ende wurde der Versuch in folgender Weise modificirt. An den convexen Theil des Knies der Röhre *A* (Fig. 69) wurde ein dem horizontalen Schenkel von *A* in jeder Beziehung gleiches Rohr *B* angeschmolzen, der ganze Apparat unter Wasser gebracht, nachdem *B* natürlich ebenfalls ganz mit Wasser erfüllt war, und senkrecht auf die Oeffnung der knieförmigen Röhre *A* unter Wasser mit der durch eine Membran geschlossenen Pfeife *C* geblasen. Der aufsteigende Schenkel *A* war ebenso wie der Conductor an einem Stativ befestigt und konnte nur um seine Längsachse gedreht werden. Wenn dieses geschah, so wurde bei einer ganzen Umdrehung immer nacheinander die Oeffnung der Röhre *A*, und dann der Röhre *B* in gleichbleibender Entfernung dem Conductor gegenüber gebracht. Es wurde diese Drehung ohne Wissen des Horchenden bald von rechts nach links, bald umgekehrt ausgeführt, stets aber dann der Ton als stärker bezeichnet, wenn die Oeffnung von *A* in das Bereich des Conductors gebracht wurde.

Fig. 69.



Daraus ist ersichtlich, daß die Röhre als Röhre und nicht bloß als fester Körper den Schall in ihrer inneren Begränzung verstärkter fortleitet.

Ich komme nun zum letzten Einwand: ob wir, mit solchem Material, wie mit Glas u. dgl. experimentirend, ein Recht haben, die Resultate der Experimente auf das aus ganz anderem Material gebildete Gehörorgan anzuwenden.

In jüngster Zeit ist nämlich hierüber ganz kurz und vornehm abgeurtheilt worden[1]), ohne daß eigentlich berücksichtigt wurde, wie viel und was J. Müller mit seinen Experimenten zu ermitteln versucht hat.

[1]) Dr. Wilh. Kramer, die Erkenntniß u. Heilung der Ohrenkrankheiten p. 69 ff.

Digitized by Google

Allerdings besitzen die dabei angewendeten Substanzen ein anderes Schallleitungsvermögen als die Knochen des Gehörorgans oder die Wandungen des häutigen Labyrinths; allein dieses sollte damit auch gar nicht untersucht werden. Die Frage war bloß die: können überhaupt röhrenförmig gebildete feste Körper den Schall innerhalb ihres flüssigen Inhaltes ähnlich concentriren, wie das von den Schallwellen der Luft in starren Röhren bekannt ist. Das Material ist dann gleichgültig, wenn man die Gränzen der Dichtigkeit des Knochens in den verschiedenen Versuchen zweimal überschritten, nämlich dichteres und weniger dichtes Material als das der Knochensubstanz angewendet hat.

Dieses ist von J. Müller geschehen, und eben darin, daß bei unseren Versuchen eine Substanz benutzt wurde, an welche nach sonst bekannten physikalischen Gesetzen die Schallwellen aus dem Wasser leichter übergehen, glauben wir zu der Annahme berechtigt zu sein, daß in dem Gehörorgan mindestens ebensogut eine Fortleitung in der Richtung der Krümmungen der Bogengänge stattfinden werde, als in den gekrümmten gläsernen mit Wasser erfüllten Röhren.

Wir gestehen gerne, daß wir die feineren Verhältnisse der Schallleitung in diesem Theil des Ohres noch lange nicht werden ergründen können. Daran ist aber nicht die Physiologie Schuld, auch wird der Aeskulapiusstab des Praktikers den Zauber nicht zu lösen vermögen, sondern es hat die Physik erst das Problem zu lösen, wie innerhalb geschlossener Röhren der fortschreitende Stoß in Flüssigkeiten wirkt; denn die Oberflächen-Bewegung in gekrümmten und communicirenden Rinnen erlaubt uns noch nicht den geringsten Schluß auf den Gang der Verdichtungswellen in überall geschlossenen Canälen.

Die so äußerst verwickelten Verhältnisse in diesem Fall haben sich dem Calcul bisher noch ganz entzogen. Wir müssen uns begnügen, vorläufig empirisch den Werth der einzelnen Theile des Gehörorgans im Allgemeinen kennen zu lernen, und können nach diesen Bestimmungen behaupten, daß die Bogengänge die in ihre Flüssigkeit gerathenen Schallwellen in ihrer Richtung fortzuleiten im Stande sind, und mit einem gewissen Grad von Concentration den in den Ampullen gelegenen Nervenfasern zubringen.

Was nun schließlich die Schnecke und deren Windungen betrifft, so wissen wir, daß die Treppen derselben ebenfalls von Flüssigkeit überspühlt sind. Die Schallwellen in dieser Flüssigkeit können auf dreifache Weise hervorgerufen sein, entweder von der Luft in der Trommelhöhle her, oder von den Erzitterungen der festen Körper, und zwar entweder wieder der Gehörknöchelchen, oder zweitens der festen Theile des Schädels überhaupt. — E. H. Weber schreibt der Schnecke in der letzten Beziehung gerade die größte Bedeutung zu, von der wir früher schon gehandelt haben. Daß in diesem Fall die Wellenbewegung in der Flüssigkeit mit der Schwingung der festen Platten in ihr in Analogie steht, läßt sich in so weit erwarten, als überhaupt Flüssigkeiten den Schwingungen fester Körper sich mit ihren inneren Bewegungen leicht accomodiren können. Die ungleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird bei dem äußerst geringen Umfang der Schnecke kaum in Betracht kommen. Die Schwingungen des Wassers werden endlich eben so unabhängig von der Lage der einzelnen zu einem System (der Spiralplatte mit dem Modiolus) verbundenen Theile sein, wie die Bewegungen des Sandes von der Stellung der einzelnen Platten zu einander in dem von Savart angestellten oben bereits mitgetheilten Versuch. Von der Bezie-

Digitized by Google

hung der Schnecke zu der Zuleitung der Schallwellen durch die Luft werden wir später handeln.

III. Hören durch Schallwellen in der Luft.

Niemals liegt der Gehörnerv frei zu Tage, den Schwingungen der Luft unmittelbar preisgegeben, sondern überall finden wir ihn von Flüssigkeit umspühlt. Es müssen demnach stets die Luftwellen zuletzt reducirt sein auf Wasserwellen.

Gleichwohl aber müssen wir die Wellenbewegung der Luft zuerst untersuchen, dann ihren Uebergang in feste Körper, und endlich in Wasser, außerdem aber noch besonders die Schwingung der Luft im Inneren des Gehörorgans, weil der Mensch sowohl als eine große Reihe von Wirbelthieren in dem mittleren Ohr einen mit Luft erfüllten Raum, nämlich die Trommelhöhle, besitzt.

Betrachten wir zuerst in der Thierreihe die hiermit zusammenhängenden Apparate, so haben wir als den den Luftwellen zunächst exponirten Theil des Gehörorgans, 1) das Trommelfell, welches wir mit der Trommelhöhle und Tuba Eustachii zusammenfassen, indem die Gegenwart dieser drei Gebilde unmittelbar an einander geknüpft ist. Dieser Apparat fehlt den Fischen, da bei ihnen kein mit Luft erfüllter Raum die Function der Schallzuleitung hat. Wo ein solcher sich findet, wird durch ihn nur eine Resonanz der auf anderem Weg zugeleiteten Schallwellen vermittelt. Die membranartige Verschließung des Labyrinths nach außen, wie z. B. bei Cobitis fossilis ist nicht als Trommelfell, sondern als Membrana tympani secundaria zu betrachten. Selbst noch bei höheren Wirbelthieren kann Trommelfell und Trommelhöhle vollkommen fehlen, wie unter den beschuppten Amphibien den Ophidiern und vielen schlangenartigen Sauriern; auch vielen nackten Amphibien fehlen diese Theile.

Das Trommelfell liegt bei allen übrigen Wirbelthieren entweder frei zu Tage, oder unter anderen Theilen verborgen, und ist entweder rein membranös oder mehr weniger knorpelig. Die Trommelhöhle endlich von häutigen, knorpeligen oder knöchernen Wandungen, oder aus histologisch verschiedenen Elementen zugleich gebildet, kann als verschieden geformte einfache oder durch Scheidewände in Zellen abgetheilte Höhlung auftreten.

So ist das Trommelfell unter den nackten Amphibien theils äußerlich sichtbar, theils verborgen bei den meisten Fröschen und Kröten, knorpelig bei Pipa und Dactylethra. Auch bei einigen beschuppten Amphibien ist es von der Haut bedeckt. Bei den Vögeln zieht sich eine verdünnte Partie der äußeren Haut über das Trommelfell hin.

Die Trommelhöhle ist größtentheils häutig unter den nackten Amphibien bei Bufo, Rana, Alytes u. A. Bei den Sauriern ist sie zum Theil vom Quadratbein gebildet, zum Theil von Haut und Muskeln des Unterkiefers und Zungenbeins umgeben.

Bei den Cheloniern wird sie durch ein knöchernes Septum in eine vordere und hintere Zelle abgetheilt. Von der ersteren führt eine Oeffnung in die Tuba Eustachii, von letzterer eine zweite in die große Höhle der Pars mastoidea des Schläfenbeins.

Bei vielen Säugethieren erweitert sich die Trommelhöhle beträchtlich

Digitized by Google

zu einer Bulla ossea, welche nicht selten wieder durch unvollkommene Scheidewände in communicirende Zellen abgetheilt ist.

Zu allen diesen das mittlere Ohr bildenden Theilen kommen die Schallwellen der Luft entweder direct oder durch Concentrations-Apparate, nämlich das äußere Ohr, welches selbst entweder unbeweglich oder mehr oder weniger beweglich ist; so daß also im letzteren Fall bis zu einem gewissen Grade noch das Ohr ohne Bewegungen des Kopfes in die gerade Richtung der Schallwellen durch seinen eigenen Muskelapparat gebracht werden kann.

Erst bei den Vögeln finden wir eine unvollkommene Andeutung des äußeren Gehörgangs; hier ist er noch häutig, kurz und weit, und von einer etwas gefalteten Fortsetzung der äußeren Haut ausgekleidet. Bei den Eulen zeigt sich an seiner äußeren Gränze eine häutige, halbmondförmige, bewegliche Klappe als Rudiment eines äußeren Ohrs, das noch unvollkommener bei Anderen durch eine eigenthümliche Federstellung an diesem Ort ersetzt wird. Bei den Crocodilen fungirt eine das Trommelfell bedeckende muskulöse doppelte Klappe als solches. Auch vielen Säugethieren fehlt das äußere Ohr noch ganz, nämlich allen Cetaceen, Sirenen, Monotremen, Robben (ausgenommen Otaria), dem Wallroß, den Gattungen Chlamydophorus, Manis, Talpa, Scalops. Sehr unvollkommen entwickelt treffen wir dasselbe bei dem Faulthier und den Ohrrobben; sehr entwickelt dagegen bei den fledermausartigen Thieren. Die Beweglichkeit desselben ist bei vielen Thieren bedeutend größer als bei dem Menschen, was hauptsächlich durch den viel entwickelteren Muskelapparat bedingt ist, der z. B. bei der Katze, nach Hannover, aus 28 Muskeln besteht, während bei dem Menschen die Möglichkeit der Bewegung außer durch die geringe Anzahl von Muskeln auch noch durch Mangel an Uebung fast vollkommen aufgehoben ist. Nicht immer, wenn auch in der Regel, ist mit dem Mangel eines äußeren Ohres auch der eines knöchernen äußeren Gehörganges verbunden; auf der anderen Seite fehlt aber auch hie und da der letztere, wo ein äußeres Ohr vorhanden ist; dann ist der Gehörgang nur häutig, aus dichterem fibrösen Fasergeweb gebildet, hie und da sehr lang und gekrümmt, wie bei einigen Cetaceen.

Der Eingang in das Labyrinth ist bei allen über den Fischen stehenden **Thieren constant mit einer Membran geschlossen, was wir wohl auch schon bei einigen, aber durchaus nicht allen Fischen antreffen. — Er ist aber entweder einfach oder doppelt, was mit dem Fehlen oder Vorhandensein einer Schnecke unmittelbar zusammenhängt. Ueberall nämlich, wo dieses Organ gefunden wird, hat es einen eigenen Eingang von der Fenestra rotunda her neben einem zweiten von der Fenestra ovalis aus durch das Vestibulum.**

Diese, die Fenestra ovalis, bildet den zweiten Eingang in das Labyrinth. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Verschlußarten des Labyrinthes besteht in der ausschließlich membranösen Beschaffenheit der Membrana tympani secundaria des runden Fensters, während das ovale mit einem knorpeligen oder knöchernen Deckelchen verschlossen ist, das meist beweglich auf dem zarten Häutchen aufsitzt, welches die ganze Oeffnung überspannt. Dieser knöcherne Theil des Verschlusses fehlt selbst da nicht, wo keine Trommelhöhle vorhanden ist, wie bei den Cöcilien, Derotremata, Proteiden, Salamandrinen und unter den ungeschwänzten Batrachiern bei Bombinator, Pelobates, Telmatobius, Phryniscus: hier bedecken Muskel und Haut unmittelbar dieses Operculum. Es ist bei einigen nackten Reptilien glatt, ohne Erhabenheit, wie bei Cöcilia, Amphiuma, Menopoma, den Proteiden, bei

Digitized by Google

Siredon mit einem kleinen knöchernen Stiel versehen. Es bedeckt hier allein das ovale Fenster, während bei Salamandra maculata dem Operculum noch eine dünne Membran den vollkommenen Verschluß bilden hilft.

Mit dem Auftreten einer entwickelteren geräumigeren Trommelhöhle verlängert sich der Stiel des Operculum, und gliedert sich bei den meisten ungeschwänzten Batrachiern bereits zweimal ab, so daß (bei Rana, Hyla, Bufo) dadurch drei Gehörknöchelchen hintereinander zwischen dem ovalen Fenster und dem Trommelfell zu liegen kommen. Bei anderen dagegen (Pipa, Xenopus) bleibt der lang ausgezogene knöcherne Stiel ungegliedert, bildet eine Curve und stößt an die innere Fläche des knorpeligen Trommelfells. Bei den Ophidiern dient die zwischen den Muskeln gelagerte Columella als Verschluß des ovalen Fensters; bei den Cheloniern steht diese Columella erst noch auf dem Operculum.

Die Saurier haben dagegen wieder drei hintereinander liegende Gehörknöchelchen: Operculum, Columella und ein kleines an das Trommelfell befestigtes Knorpelstück.

Bei dem Vogel treffen wir eine Columella, welche mit drei in einem Dreieck gestellten knorpeligen Fortsätzen am Trommelfell befestigt ist, und mit ihrer Platte hinten das ovale Fenster schließt.

An jenen Fortsätzen und dem Trommelfell inserirt sich sehnig ein vom Os occipitale entspringender Muskel; entgegengesetzt ist eine zweite vom Paukenhöhlengelenk des Quadratbeins entspringende und ebenfalls an die knorpeligen Fortsätze der Columella gehende Sehne.

Was schließlich die Säugethiere betrifft, so dürfen wir den Steigbügel als eine Analogie der Columella betrachten, und die übrigen: Amboß und Hammer, als weitere bewegliche Abgliederungen derselben. Außer diesen drei bei dem Menschen vorkommenden Gehörknöchelchen, deren Form, Größe und Verbindungsweise auf das mannigfachste variirt ist, wie ein Blick auf Hyrtl's Tafeln uns zeigt, kommen bisweilen noch einige Sesambeinchen vor. Wir können bis jetzt keine nur irgend annehmbare Vermuthung über den physikalischen Grund dieser verschiedenen Anordnung und Gestaltung aussprechen — die anatomische Nothwendigkeit der Variation überhaupt soll weiter unten dargethan werden. Ihre Bewegungen geschehen durch den Musculus stapedius und Musculus mallei internus.

Nach dieser vergleichend anatomischen Skizze gehen wir zur Betrachtung der Fortpflanzung der Schallwellen durch die Luft zu diesen Organen über.

1) Schallwellen der Luft außer dem Gehörorgan.

Wenn in anderen Medien als der Luft z. B. in festen Körpern auf zweierlei Art ein Schall oder Ton erregt werden kann, nämlich durch Beugungs- oder Verdichtungswellen, so kann sich der so erzeugte Ton in der Luft immer nur in der Form der Verdichtungs- und Verdünnungswellen fortpflanzen. In der Luft selbst, welche z. B. in einer Röhre oder Pfeife schwingt, kann der Ton auch nur auf diese Weise allein entstehen. Im unbegränzten Luftraum schreitet die Bewegung von der ursprünglichen Schallquelle aus kugelförmig fort, und zwar in meßbarer Zeit und mit einer mit dem Quadrat der Entfernung abnehmenden Intensität.

Das erstere beruht auf der Trägheit der zu bewegenden Masse und der großen Elasticität derselben. Denn daß es wirklich die Luft ist, in wel-

Digitized by Google

cher die Wellenbewegung des Schalles fortschreitet, sehen wir daraus, daß aus einem luftleeren Raum, wie er in dem Recipienten einer Luftpumpe hergestellt werden kann, eine Fortpflanzung von Vibrationen z. B. einer Glocke als Ton nicht mehr zu unserem Ohr gelangen kann.

Das zweite folgt aus dem früher schon erörterten Größenverhältniß der Bahn schwingender Theilchen, welche in dem Maaß abnimmt, in welchem die hohle Kugel an Umfang wächst, deren Radien wir uns in dem Punkt der Schallquelle zusammenlaufend denken müssen. Die Größe dieser Bahn bestimmt aber vor allem die Intensität der Schallempfindung.

Die ursprüngliche Intensität des Schalles wird demnach wesentlich modificirt werden: erstens durch die Entfernung des Ohres von der Schallquelle, zweitens von der Beschaffenheit der dazwischen liegenden Luftschicht. Denn wenn wir den Ton der Glocke im Recipienten der Luftpumpe immer matter werdend finden, je mehr wir die Luft verdünnen, anschwellend dagegen bei allmäliger Füllung des Recipienten mit Luft, so hat dieses seinen Grund in der verschiedenen Fähigkeit der Luft im dünneren und dichteren Zustand, den Stoß der Vibration gleich im Anfang auf eine größere oder geringere Summe kleinster Lufttheilchen bewegend wirken zu lassen. Von vorneherein ist übrigens schon die Intensität, abgesehen von dem zwischenliegenden Medium, durch den größeren oder geringeren Grad der Compression und durch die größere oder geringere Geschwindigkeit bedingt, welche die Lufttheilchen durch die Schwingungen des tongebenden Körpers erfahren. Wie verschieden auch die anfängliche Geschwindigkeit der Lufttheilchen ist: Töne der verschiedensten Intensität pflanzen sich in der Luft gleich schnell fort, eben so wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalls für jeden Ton, ganz abgesehen von seinem musikalischen Werth, ganz gleich ist. Sie beträgt nach den im Jahr 1822 zu Paris durch das Bureau des longitudes angestellten Versuchen bei 10^0 337,28, bei 0^0 331,12 Meter in der Secunde. Wertheim [1]) berechnete für 0^0 ebenfalls eine Geschwindigkeit von 330 bis 332 Meter.

Der Ton ist in Beziehung auf seinen musikalischen Werth nicht minder unabhängig von der Geschwindigkeit und Intensität des ersten Impulses, dagegen abhängig von der Geschwindigkeit in der Succession der Impulse, mögen diese gegeben sein durch schwingende elastische, feste oder luftförmige Körper. Jedem Ton kommt eine ganz bestimmte Geschwindigkeit in der Aufeinanderfolge der Impulse oder, was dasselbe ist, eine gewisse Summe von Schwingungen in der Secunde zu, woraus sich für jedes Medium bei bekannter Fortpflanzungsgeschwindigkeit die Dicke einer in diesem Medium fortschreitenden Welle berechnen läßt. Wir bekommen nämlich $D = \frac{G}{n}$, wobei D die Wellendicke, G, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und n die Zahl der Schwingungen in der Secunde bedeutet. — **Der Klang eines Tones endlich, welcher von Anfang an schon bestimmt sein kann durch das Material des schwingenden Körpers, kann wesentliche Veränderungen durch das luftförmige Medium erleiden, durch welches sich der Ton fortpflanzt; und zwar aus zweierlei Ursachen: die erste liegt allein in der Beschaffenheit der Luft, in ihrer größeren oder geringeren Dichtigkeit bei ein und derselben Luftart, oder in der verschiedenartigen Beschaffenheit der Luftart selbst; die zweite liegt in**

[1]) In L'Institut Paris 1847. 4. Nr. 693. p. 127.

der Art der Begränzung des Luftraums und dem Widerhall, wodurch die ursprünglichen Schallwellen auf das mannigfachste modificirt und mit neuen vermischt werden können. Daher jene auffallende Verschiedenheit des Klanges z. B. in einem Zimmer, je nachdem sich Gegenstände in größerer oder geringerer Anzahl, in dieser oder jener Stellung gegen einander befinden. Eine eigenthümliche Erscheinung, welche ich beobachtete, und die von vielen Anderen ebenfalls constatirt wurde, nachdem ich sie darauf aufmerksam gemacht hatte, glaube ich nur physiologisch, das heißt aus dem Consens der Nerven, erklären zu können. Lassen wir nämlich im Finstern irgend ein Instrument mit einer gewissen gleichbleibenden Stärke spielen, oder auch nur einen Ton gleichmäßig anhalten und erleuchten plötzlich das Zimmer sehr grell, so erfährt der Ton eine ganz merkliche neue Klangfärbung; er scheint wie von einem Wiederhall begleitet.

Wenn die Intensität des Schalls im unbegränzten Luftraum in dem angegebenen Verhältniß nach und nach abnimmt, so gilt dies nicht von dem Schall in einer begränzten Luftsäule. In dieser pflanzt sich derselbe mit unveränderter Intensität von einem Ende zum anderen fort, und gleichzeitig wird unter geeigneten Bedingungen die ursprüngliche Intensität des Schalls durch die Reflexion von den Wandungen her erhöht, der Schall also verstärkt. Dieses führt uns auf den Widerhall und die Resonanz. Der erstere beruht auf der Schwierigkeit, mit welcher sich Luftwellen wegen der großen Verschiedenheit der Medien auf feste Körper fortpflanzen, das andere auf der Eigenthümlichkeit fester Körper unter gewissen Bedingungen durch schwingende Luft in selbstständige Schwingungen zu gerathen. Es ist früher schon bemerkt worden, daß die Reflexion der Schallwellen nach denselben Gesetzen erfolgt, wie die Reflexion der Lichtwellen, so nämlich, daß der Reflexionswinkel dem Einfallswinkel gleich ist; es werden also z. B., wenn der Mittelpunkt der directen Schallwellen sich in dem einen Brennpunkt eines Ellipsoids befindet, die reflectirten in dem anderen Brennpunkt des Ellipsoids gesammelt. Durch diese Reflexion der Schallwellen innerhalb eines geschlossenen Raumes kann sich die ursprüngliche Intensität des Schalles verstärken, indem sehr häufig Berge der reflectirten Wellen auf Berge der directen fallen und eben so Thäler der ersteren auf Thäler der letzteren, wodurch die Höhe jener und die Tiefe dieser vergrößert werden muß. Nothwendig wird mit der Größe der Elasticität der Begränzung (mit ihrer Starrheit) die Reflexion vollkommener werden müssen, und die ursprünglichen Wellen bleiben, je weniger die Wandungen bei größerer Elasticität durch die Schwingungen der Luft in eigene Bebungen versetzt werden können, unverändert. Findet das Gegentheil statt, so wird der ursprüngliche Schall häufig modificirt werden, und jedesmal wenigstens einen anderen ihm an sich nicht zugehörigen Klang bekommen müssen.

Was schließlich die Resonanz betrifft, so kann sie zweierlei Art sein [1]; bei der ersten werden die Schwingungen eines tönenden Körpers an ein zweites Medium von anderer Cohärenz seiner Theilchen vollkommen mitgetheilt, wie z. B. die Schwingungen eines eisernen Stabes einem Faden und von da den festen Theilen des Gehörorgans, wovon früher schon gehandelt worden, bei der zweiten wird ein begränzter Körper durch einen tönenden in so starke Schwingungen versetzt, daß der ursprüngliche Ton im unbe-

[1]) Weber Wellenlehre, p. 535.

Digitized by Google

gränzten Raum, auch wenn er sich diesem vollkommen mittheilen kann, immer geringere Intensität besitzt, als in einem so begränzten, resonirenden. Die Steigerung der Intensität hängt von dem Zusammenfallen entsprechender Wellentheile der primären und reflectirten Schwingungen ab. Wenn daher bei der ersten Art der Resonanz sich ein gewisser Unterschied der Resonanzfähigkeit zwischen hohen und tiefen Tönen zu Gunsten der letzteren herausstellt, so ist bei der zweiten Art dieser Umstand natürlich ganz ohne Belang. — Betrachten wir jetzt

2) Die Schallwellen der Luft in dem Gehörorgan,

so sieht man, daß dabei nur von der zweiten Art der Resonanz die Rede sein kann, so lange wir die Schallwellen in der Trommelhöhle und dem äußeren Gehörgang betrachten, dagegen auch von der ersten Art, wenn wir den Uebergang derselben auf die Membranen im Ohr verfolgen.

Entwerfen wir uns zuerst ein allgemeines Bild des Ganges der Schallwellen von der Luft her zu dem Gehörnerv, so wird zuerst schon vor dem Trommelfell durch das äußere Ohr und den äußern Gehörgang eine gewisse Concentration und gleichzeitige Verstärkung der Schallwellen zu Stande gebracht werden; dann gelangen dieselben zu dem Trommelfell, dessen Erschütterung sich der in der Trommelhöhle befindlichen Luft mittheilt. Diese communicirt ihres Theils durch die Eustachische Trompete mit der Atmosphäre. In dem fast vollkommen geschlossenen Luftraum der Trommel entsteht jedenfalls eine neue Resonanz; und so gelangen die Schallwellen vielleicht mit dem höchsten Grad der Intensität auf die Membran des runden Fensters. Dies ist der eine Weg. Der andere Weg geht durch das Trommelfell über die Gehörknöchelchen zu dem ovalen Fenster.

Das letzte Ziel dieser beiden Wege ist die Flüssigkeit des Labyrinths. Dorthin müssen alle Schallwellen der Luft *geleitet*, und mit einer *gewissen Intensität* geleitet werden. Es werden uns demnach jetzt die Gesetze dieser Leitung mit deren theils willkürlichen, theils unwillkürlichen zu verändernden Güte, so wie dann die Gesetze der Intensitäts-Vergrößerung oder Verringerung bei derselben beschäftigen müssen. Denn man sieht ein, daß es bei der Thätigkeit des Gehörorgans nicht allein darauf ankommen kann, jeden von außen an das Ohr treffenden Schall nur möglichst zu verstärken, sondern daß es auch von Wichtigkeit ist, in vielen Fällen die Intensität oder Leitung zu schwächen, ebenso wie das Auge nicht darauf berechnet ist, mit der größten Intensität alle Lichtstrahlen die Retina treffen zu lassen, sondern Schutzvorrichtungen in Iris und Augenliedern zu besitzen, um allzu grelles Licht zu dämpfen. Wir finden denn auch im Ohr solche Correctionsapparate und werden von diesen zuletzt handeln.

A. Die leitenden Apparate

wollen wir diejenigen nennen, welche zunächst den Weg der Schallwellen vorschreiben und zweitens den Uebergang zu dem Labyrinthwasser ermöglichen. Manche dieser Apparate haben zugleich die Aufgabe, die Intensität der Schallwellen zu modificiren, was wir jedoch für jetzt außer Acht lassen.

Das Ohr ist der beständige Wächter unseres Leibes; wir können es

Digitized by Google

nicht durch einen ähnlichen Apparat schließen wie das Auge, die Leitung des Schalls zu ihm daher nie auf ähnliche Weise wie dort abschließen.

Das äußere Ohr

ist geeignet, seine auffangende Fläche sehr verschiedenen Directionen des Schalles entgegen zu stellen, eine Fähigkeit, welche trotz des dazu vorhandenen Muskelapparates unser Ohr fast ganz durch frühzeitige Hinderung der Bewegung oder Mangel an Uebung eingebüßt hat, während die Beweglichkeit desselben bei vielen Thieren freilich auch vermöge eines bei weitem complicirteren Muskelapparates sehr bedeutend ist. Dadurch entbehren wir des Vortheils, gerade immer diejenigen Stellen des Ohres der Schallquelle gegenüber zu bringen, welche am geeignetsten sind, die Schwingungen in den äußeren Gehörgang zu werfen. Es sind überhaupt nur wenige solcher Punkte des äußeren Ohres, von denen aus dies geschehen kann, nämlich, nach Esser's[1]) Untersuchungen, nur die eigentliche Concha und der Tragus. An einem in Wachs modellirten Ohr kann man nach ihm am besten aus der Construction auffallender und unter gleichem Winkel reflectirter Linien ersehen, daß nach einfacher meist mehrfacher Reflexion die meisten dieser Linien nicht in den äußeren Gehörgang fallen. Die gekrümmte Form des Ohres kann uns daher wohl im Allgemeinen als zweckmäßig erscheinen, doch sind wir schon von physikalischer Seite her nicht im Stande, den Nutzen gerade dieser Art der Krümmungen nachzuweisen und der Berechnung zu unterwerfen, da schon viel einfachere Krümmungsflächen ihrer spotten. Wir müssen deßhalb wieder zu rein empirischen Versuchen und pathologischen Thatsachen unsere Zuflucht nehmen. Mangel des Helix und Anthelix, Ohren aus ganz dünnen Knorpelplatten gebildet und ohne alle Erhabenheiten und Vertiefungen, beeinträchtigen die Feinheit und Schärfe des Gehöres durchaus nicht. Hat man alle jene Krümmungen der Ohrmuschel mit einer weichen Masse verstrichen, ohne den äußern Gehörgang zu verschließen, so soll das Gehör etwas schwächer, die Reinheit der Töne aber durchaus nicht alterirt werden[2]). Ob die Schärfe des Gehöres wesentlich beeinträchtigt wird durch den vollständigen Mangel des äußeren Ohres, suchte ich auf folgende Weise zu ermitteln: Ich setzte auf die Oeffnung des äußeren Gehörganges ein $1/2$'' langes Glasröhrchen von der Weite des letzteren, und umgab seinen unteren Rand mit einer dichten Masse Teiges. Am Ende eines langen Corridores wurde eine Taschenuhr frei aufgehängt, der Kopf gegen die Schallquelle so gekehrt, daß die Oeffnung des Gehörganges außer der Direction der Schallquelle sich befand. Nachdem zuerst der Punkt ermittelt war, an welchem ich eben noch mit größter Aufmerksamkeit das Picken der Uhr vernehmen konnte, wurde das Röhrchen in der Richtung der Achse des Gehörgangs fest aufgesetzt und auch jetzt noch vernahm ich das Picken der Uhr.

Derselbe Versuch wurde wie der erste in der Nacht im Freien wiederholt und das Ergebniß blieb sich gleich. Man sieht daraus also, daß das äußere Ohr nur höchst unbedeutend auf die Direction der Luftwellen zum inneren Theil des Gehörorganes influirt. Mehr scheint es dazu zu dienen,

---

[1]) In den Annales des sciences naturelles. Tome XXVI. Paris 1832. 8. p. 8.
[2]) Esser, l. c. p. 7.

Digitized by Google

die Schallwellen, welche ohne dies in das Ohr einzudringen im Stande sind, vor dem Meatus auditorius schon zu verstärken, und zwar auf zweierlei Art. Einmal nämlich vielleicht durch die Eigenschwingungen, in welche es durch die Elasticität seiner Knorpel zu gerathen vermag, und dann durch die vielfachen Reflexionen, welche die Schallwellen an den gekrümmten Flächen der Muschel erleiden. Unter diesem Gesichtspunkt werden wir das äußere Ohr später betrachten.

Der äußere Gehörgang

hat durch die in ihm enthaltene Luftsäule die Aufgabe, Schallwellen der Luft concentrirt dem Trommelfell zuzuführen. Bei dem Menschen ist diese Röhre ca. 11—12‴ lang, der Querdurchschnitt elliptisch. Ihr Verlauf hat eine im Allgemeinen horizontale Richtung von außen nach innen, jedoch mit einigen leichten Biegungen, zugleich verändert sich mehrmals die Weite derselben so, daß sie am größten an der Stelle ist, an welcher der knorpelige Theil in den knöchernen übergeht, am geringsten unweit des Eingangs in der Gegend der Biegung nach oben; 2—3‴ von dem Trommelfell findet abermals eine kleine Verengerung statt, worauf der Gang wieder bis zu der Circumferenz des Trommelfelles erweitert wird.

Der knöcherne Theil fehlt bei einigen Säugethieren ganz, nämlich bei fast allen Ohrlosen. Auch der knorpelige Theil ist hie und da sehr unvollkommen entwickelt, indem er bei dem Maulwurf bloß ein spiralförmiges Band darstellt, mit welchem der häutige Canal umwickelt ist. Bei Echidna zerfällt er in einzelne, nur häutig mit einander verbundene Ringe. Bei den Delphinen, welche einen sehr langen, engen und gekrümmten Gehörgang besitzen, dienen seiner fibrösen Grundlage nur einzelne zerstreute, unregelmäßige Knorpelplatten zur Stütze. Der Mangel des äußeren Ohres bedingt jedoch nicht absolut auch den Mangel des äußern knöchernen Gehörgangs, wie man an dem ohrlosen Chlamydophorus, mit knöchernem Meatus sieht, ebensowenig als der Mangel dieses auch ein Fehlen jenes bedingt; denn auch den Affen der neuen Welt, dem Igel, fast allen Edentaten fehlt der knöcherne Gehörgang trotz der Entwickelung des äußeren Ohres [1]).

Akustischen Gesetzen zu Folge hat die Krümmung des Ganges weniger Einfluß auf das Gehör als die Weite, besonders am Anfang desselben; um gerade hier seine Oeffnung zu vergrößern, erweitern wir ihn, scheint es, instinktmäßig durch Oeffnen des Mundes, wenn wir horchen, indem wir dabei die in der Nachbarschaft des unvollkommenen Ginglymoidalgelenkes des Unterkiefers gelegenen Weichtheile nach vorn und unten ziehen. Rücken durch Verlust der Backenzähne die Gelenkfortsätze des Unterkiefers nach hinten und oben, und senken sich dabei tief in die Gelenkgrube der Schläfenbeine über der Glaser'schen Spalte vor dem Gehörgang, so werden dessen Wände hier gegeneinander gedrückt, die Aufnahme der Schallwellen der Luft ist beeinträchtigt, und es kann dadurch Taubheit entstehen, wie Larrey [2]) zuerst nachgewiesen hat. Bei dem schwierigen Uebergang der Schallwellen von Luft an feste Theile wird durch die Reflexion der Schallwellen von den Wandungen gegen die Achse des Ganges ein Fortschreiten concentrirter Schwingungen

---

[1]) Hagenbach: die Paukenhöhle der Säugethiere.

[2]) Im Journal complément. du dict. des scienc. médic. Tom. XIII. Paris 1822. p. 308.

Digitized by Google

in der Richtung dieser zu dem Trommelfell hin begünstigt, wie das aus der Theorie der Hörröhre bekannt ist.

Ueber den Einfluß des Ohrenschmalzes, welches als weiche halbflüssige Masse die Wände des ganzen Gehörganges auskleidet, sind verschiedene theilweise höchst abenteuerliche Hypothesen aufgestellt worden; am meisten Glauben dürfte die finden, daß es das Mittönen der Wände des Ganges verhindere und die Erzitterungen der einströmenden Luft nicht zur Wahrnehmung kommen lasse, obgleich auch diesen beiden von Linke[1]) unterstützten Annahmen Bedenken entgegenstehen. Die Trommelhöhle, in deren Luft doch gewiß auch Wellenbewegungen erregt werden können, und welche fast ohne Ausnahme mancherlei Unebenheiten ihrer Wandungen, und zwar in noch höherem Grade zeigt, als der äußere Gehörgang, entbehrt ganz einer solchen Auskleidung durch eine dickere Schicht zähen Secretes.

Ferner prüfte ich die zweite Annahme in folgender Weise. Ich suchte ein Kelchglas aus, welches vermöge seiner Größe eben noch das bekannte Brausen bei dem Vorhalten vor das Ohr vernehmen ließ. In diesem ließ ich eine ziemliche Menge Butter zerfließen, mit welcher die ganze Innenfläche durch Herumschwenken während des Erkaltens eine Linie dick überzogen wurde. Ehe die Butter ganz erstarrt war, hielt ich das Glas wieder vor das Ohr, ohne daß ich eine Verminderung des Brausens wahrnehmen konnte; auch eine doppelt so dicke Lage Schmalz über der ersten Auskleidung konnte das an sich schon sehr schwache Sausen nicht aufheben.

Das Trommelfell

stellt eine Membran dar, welche aus mehreren Schichten gebildet ist, nämlich aus der eigentlichen Haut, welche in den ligamentösen Ring unmittelbar übergeht, weiter aus dem Periost des äußeren Gehörgangs einerseits und dem Periost der Paukenhöhle anderer Seits, endlich aus einer Schicht Epidermis, die sich von der äußeren Haut aus über die äußere, und eine Schleimhaut-Schicht, welche sich über die innere Fläche des Trommelfelles fortsetzt. Dieses Häutchen ist durch einen Faserknorpel-Ring in den Sulcus tympani eingefügt, hat eine unregelmäßig elliptische Gestalt von beiläufig $4\frac{1}{2}'''$ längerem und $4'''$ kürzerem Durchmesser und eine schräge Lage. Der untere und vordere Rand steht weiter nach innen, der obere und hintere weiter nach außen, wodurch die dem äußeren Gehörgang zugekehrte Fläche schief abwärts und zugleich auswärts gekehrt wird. Die Neigung des Trommelfelles bleibt weder bei dem Menschen das ganze Leben hindurch dieselbe, noch ist sie bei allen Säugethieren gleich. Bei dem Fötus des Menschen steht es fast horizontal. Je umfangreicher aber die Trommelhöhle durch das Wachsthum der Pars mastoidea und durch die Entwickelung des knöchernen Gehörganges wird, in dem Maaß vermindert sich die Neigung desselben.

An der hinteren Fläche ist das Manubrium mallei bereits schon in die Substanz der eigentlichen Haut des Trommelfells befestigt.

Es unterliegt nun keinem Zweifel, daß diese Membran, auch wenn sie den Schall noch so gut leitet, die Schallwellen durchaus nicht besser von der Luft des Gehörgangs zur Luft der Pauke fortzupflanzen vermag, als dieses

---

[1]) Handbuch der theoret. u. prakt. Ohrenheilkunde. I. p. 452.

Digitized by Google

auch ohne ihre Gegenwart geschehen würde; denn in dem gleichartigen Medium, also in Luft allein, geschieht dies immer am besten. Für die Leitung als solche hat in diesem Fall das Trommelfell keinen besonderen Nutzen. Anders dagegen verhält es sich, wenn man seine Beziehung zu den Gehörknöchelchen ins Auge faßt.

Auf diese vermag es den Schall überzutragen vermöge seiner eigenthümlichen Organisation als Membran, welche geeignet ist, Wellen der Luft leicht aufzunehmen und an feste Körper leicht abzugeben, während sich die Luftschwingungen an sich, wie wir wissen, nur sehr unvollkommen auf feste Körper fortpflanzen. Es übernimmt das Trommelfell also die Leitung von Luft an die festen Körper der Gehörknöchelchen. J. Müller hat bereits durch das Experiment bewiesen, daß bei dieser Combination (Membran, feste Körper, Membran) der Schall viel stärker aus dem Wasser gehört wird, als wenn die Combination bloß aus Membran, Luft und wieder Membran hergestellt ist. Nachdem dies erwiesen, leuchtet die Leitung der

Gehörknöchelchen

von selbst ein. Ist nämlich mittelst der Membran diesen festen Körpern einmal die Welle übergeben, so pflanzt sie sich am stärksten jedenfalls in diesen fort, weil diese ein Continuum bilden, das rings von Luft, nämlich der Luft der Paukenhöhle, umgeben ist, auf welche von festen Körpern der Schall sich viel schwerer fortpflanzt als in diesen selbst. Die Articulation der Gehörknöchelchen, ihre bewegliche Verbindung hat wenig zu schaffen mit Leitungs-Veränderungen in ihnen oder zwischen ihren Endpunkten, sondern steht mit Functionen anderer Theile, nämlich der Membranen, in Verbindung, welche außen als Trommelfell, innen als membranöser Saum des Steigbügels und indirect als Membrana tympani secundaria durch die Bewegung der Knöchelchen in verschiedene Spannungsgrade versetzt werden können.

Hier wollen wir nur noch einige Betrachtungen über die in der Thierreihe so mannigfach variirte Form der Gehörknöchelchen im Allgemeinen anstellen. Wie überhaupt bei Erforschung des Zweckes einer gewissen Form an diesem oder jenem organischen Gebilde von vorne herein Verzicht darauf geleistet werden muß, den Zweck jeder einzelnen Linie oder Fläche zu erkennen, theils weil wir fast nie alle Bedingungen übersehen können, welche bei dem Aufbau eines organischen Gebildes zu erfüllen waren, theils weil wahrscheinlich immer neben den wesentlichen Theilen unwesentliche vorhanden sind, deren Form mehr gleichgültig scheint, so kann auch in dem vorliegenden Falle nicht verlangt werden, bis ins Einzelnste die vielfachen Formverschiedenheiten der Gehörknöchelchen zu erklären, sondern nur die Nothwendigkeit der Variation im Allgemeinen darzuthun.

Wo keine Articulation vorhanden ist, und der Knochen, oder wo dieser eine Krümmung bildet, die Sehne derselben senkrecht auf dem ovalen Fenster steht, wie bei der Columella der beschuppten Amphibien und Vögel, finden wir durchaus keine so großen Formverschiedenheiten wie bei aneinandergereihten Gehörknöchelchen.

Es ist also zunächst die Articulation, welche diese Verschiedenheiten bedingt. Die eine Reihe von Modificationen wird sich auf die Gelenkfläche selbst beziehen, indem durch ihre Form die Ebene bestimmt ist, in welcher die Neigung der articulirten Theile gegeneinander geschehen soll. Daß diese bestimmt vorgeschrieben ist, sehen wir schon aus dem Charakter des Gelenkes

Digitized by Google

zwischen Hammer und Amboß, welches fast ganz allgemein ein Charniergelenk darstellt, dessen Bewegung durch Knochenvorsprünge auf ziemlich enge Gränzen beschränkt ist. Diese Hemmung kann bald durch größere, schärfere Vorsprünge am Amboß (der gewöhnlichere Fall), bald durch solche am Hammer bewerkstelligt werden. Daß eine solche beschränkte, in einer bestimmten Ebene vor sich gehende Bewegung gefordert ist, davon können wir auch den Grund einsehen, wie in einem späteren Abschnitt dargethan werden soll.

Die zweite Reihe von Modificationen ist abhängig von der Länge und Stellung der Fortsätze an Hammer und Amboß, zuletzt aber bedingt von weiteren anatomischen Verhältnissen. Bedenkt man nämlich, daß drei bewegliche Knöchelchen quer durch den Hohlraum der Trommel gebrückt sind, so sieht man leicht ein, daß bei der verhältnißmäßig oft langen Kette die mittlere Lage der Theilchen ohne Beeinträchtigung der Bewegung gesichert sein muß. Deßhalb hängen sie an kurzen Sehnen, und sind durch diese in einer bestimmten Richtung zwischen ovalem Fenster und Trommelfell gehalten, ohne daß dadurch die Gelenkflächen gegeneinander gedrückt und an ihrer gegenseitigen Verschiebung, so weit es ihre Form zuläßt, gehindert würden.

Die Linie, in welcher die ganze Kette der Knöchelchen liegt, muß deren akustischen Zweck gemäß in einer bestimmten Entfernung von den Wandungen der Trommel gehalten werden; diese selbst hat weder überall die gleiche Form, noch ist sie irgendwo von einfacher Gestalt (rein cylindrisch oder dergl.), sondern mit mannigfachen, verschieden geformten Erhabenheiten und Ausbuchtungen versehen, welche bei den verschiedenen Thierclassen so vielen Variationen unterworfen sind. Ist nun die Richtung der Linie, in welcher die Gehörknöchelchen liegen, nicht bestimmt durch die Form der Trommel, sondern durch akustische Zwecke und die gegenseitige Lage von Trommelfell und ovalem Fenster, so wird Länge und Krümmung derjenigen Fortsätze, welche, um kurze Sehnen bilden zu lassen, die Wand der Trommel an diesem oder jenem Punkte fast ganz erreichen müssen, von der Form der Trommel abhängig sein.

Weil es für die zur Wirksamkeit der Muskeln nothwendigen Hebelbewegungen nicht gleichgültig ist, an welchem Punkt der Trommel die sehnige Fixation geschieht, so ist für dieselbe keine Wahl unter den einzelnen Punkten der Trommelwandung, sondern den Hebelgesetzen zu liebe muß bei der bestehenden Verschiedenheit der Trommelform die Gestalt der Gehörknöchelchen variirt sein. —

Die Paukenhöhle.

Die knöcherne Begränzung ihres mit Luft erfüllten Raumes spielt als Leiter für die äußeren Luftwellen eine gewiß nur sehr untergeordnete Rolle, die Luft in ihr jedoch wird diese Function, ganz abgesehen von allem Anderen, mit Leichtigkeit übernehmen.

Die Tuba Eustachii,

welche als ein nach innen und unten gerichteter, in dieser Richtung sich erweiternder, theils knöcherner, theils knorpeliger Trichter zu betrachten ist, sitzt auf einer Seitenöffnung der Pauke (Ostium tympanicum) auf, und öffnet sich im oberen und seitlichen Theile des Rachens. Dadurch wird die Luft der Trommelhöhle in Communication mit der äußeren gesetzt, und gleichzeitig

Digitized by Google

ein Luftweg von der Rachenhöhle aus ins Innere des mittleren Ohres hergestellt. Dieser letzte Umstand konnte verleiten, die Tuba als ein Organ zu betrachten, durch welches das Vernehmen der eigenen Stimme besonders begünstigt würde. Allein directe Versuche schienen dem vollkommen zu widersprechen. Sowohl ein Schall von festen Körpern als von Luft oder Membranen wird, je näher man mit der Schallquelle der Mündung der Eustachi'schen Trompete kommt, um so dumpfer und schwächer: so das Picken einer Uhr, die frei in die Mundhöhle gehalten wird. Noch auffallender aber fand ich die Dämpfung bei einer Pfeife ohne Seitenlöcher, welche unten mit einer Membran verschlossen war. Je tiefer ich sie, während sie angeblasen wurde, in die Mundhöhle einführte, desto matter wurde der Ton, zugleich aber um mehr als die Octave höher.

Schlösse man jedoch aus dem eben angeführten Experiment mit der Pfeife, daß die Luftschwingungen bei der Stimmbildung gar nicht oder nur sehr gedämpft auf dem Weg der Tuba zu der Paukenhöhle gelangen könnten, so würde man sehr irren.

Luftwellen, welche vor ihrer Mündung entstehen, müssen die Tuba, so lange sie offen ist, passiren. Der gegentheilige Erfolg unseres Experimentes erklärt sich durch das Zuziehen des Gaumenvorhangs bei der Annäherung des Pfeifen-Endes, wodurch zwischen die Mündung der Tuba und die Schallquelle ein dämpfendes Medium gebracht wird, welches vielleicht auch durch Schwingung seiner gespannten Ränder jenen viel höheren schwachen Ton zu erzeugen im Stande ist.

Ohne resonirende Wände, ohne Elasticität, mit schlaffen Wandungen, wie die Eustachi'sche Trompete an ihrer Rachenmündung ist, wird sie jedenfalls auch trotz ihres Luftgehaltes für die Schallleitung nicht sehr günstig gebaut sein. Auch darf man sich nicht denken, daß eine constante Communication der äußeren Luft und der der Trommelhöhle vorhanden, daß die Eustachi'sche Röhre immer offen ist. Im Gegentheil wird es sehr häufig Momente oder größere Zeitabschnitte geben, in welchem die knorpeligen Ränder sich aneinander legen, und durch den Schleim verkleben [1]), auch muß man Hyrtl vollkommen Recht geben, wenn er behauptet, daß die Ausmündungsstelle der Tuba sehr ungünstig für die ihr vindicirte Aufgabe gelegen sei, welche nämlich darin bestehen soll, eine Gleichheit zwischen der Luft vor dem Ohr und hinter dem Trommelfell zu bewerkstelligen. Zu diesem Zweck würde sie besser irgendwo am Schädel nach außen münden. Doch möchte ich fast glauben, Hyrtl sei darin etwas zu weit gegangen, daß er den Verschluß der Eustachi'schen Trompete als Regel, ihre Wegsamkeit als den Ausnahmsfall schildert [2]). Es ist allerdings richtig, daß man immer eine große Gewalt braucht, durch die Ausathmung bei verschlossenem Mund und zugehaltener Nase die Luft in der Trommelhöhle zu comprimiren. Das Umgekehrte, die Luftverdünnung, findet dagegen

---

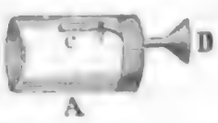
[1]) Hierdurch darf vielleicht auch die Erfahrung, welche ich sehr häufig an Menschen- und Thier-Leichen gemacht habe, ihre Erklärung finden, nämlich die, daß man kurz nach dem Tode, in kalter Jahreszeit auch später nachher noch, das Trommelfell sehr stark nach einwärts gezogen findet. Die reichlichere Schleimsecretion im Todeskampf, die letzten heftigen Exspirationen schließen die Mündung der Trompete. Beim Erkalten der Leiche condensirt sich die Luft und der Wasserdampf in der Trommelhöhle, und der einseitige Druck auf das Trommelfell treibt dasselbe nach innen. Oft geschah es, daß nach Wegsägen des Trommelfellringes sich die Membran wieder fast eben spannte.

[2]) Hyrtl, l. c. p. 52.

Digitized by Google

in der Regel bei der Einathmung unter den gleichen anderen Bedingungen statt. Hierbei fühlt man augenblicklich das Hineingezogenwerden des Trommelfelles. Das letztere setzt eine Wegsamkeit der Eustachi'schen Trompete voraus, das erstere nicht eine Unwegsamkeit überhaupt, sondern nur eine Verschließung, welche im Moment der Compression der Luft eintritt, indem die nachgiebigen Wandungen des Endstücks der Trompete gegeneinander gedrückt werden.

Fig. 70.



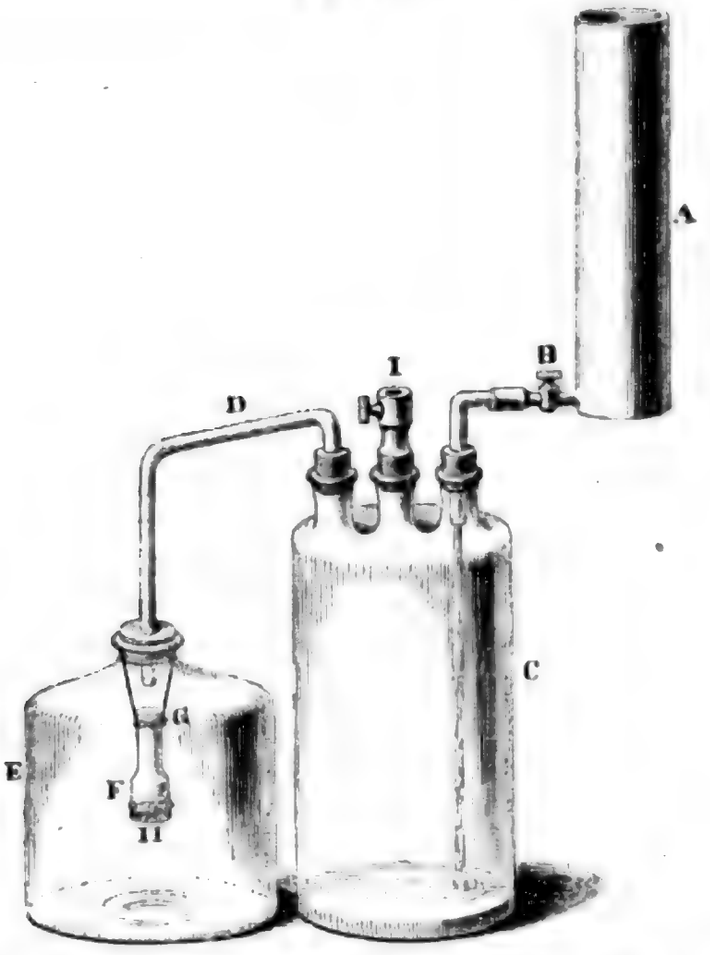
Man kann sich hiervon an folgendem Apparat (Fig. 70.) überzeugen: *A* ist eine 2″ lange, 1½″ weite Glasröhre. Ihr eines Ende *B* ist offen, das andere mit einem durchbohrten Kork verschlossen, durch welchen der Trichter *D* luftdicht eingeführt ist. An dem unteren Ende des letzteren wird ein sehr dünnwandiges Kautschuck-Röhrchen *C* angebunden. Setzt man nun *B* an den Mund und bläst Luft in den Apparat, so sieht man die Wandungen des Röhrchens sich aneinander legen, und vernimmt hie und da einen sehr hohen Ton, erzeugt durch die dicht aneinander liegenden Wandungen, welche nur einen sehr schmalen Spaltraum zwischen sich lassen. Zieht man dagegen die Luft ein, so bläht sich das Röhrchen auf, und mit großer Leichtigkeit geht die Luft von der Trichteröffnung in den sich erweiternden Brustraum. Es legen sich die Wände des Röhrchens beim Hineinblasen auch noch aneinander, wenn der Trichter mit einer Membran überspannt ist.

Was den zweiten Einwurf gegen die Wegsamkeit der Eustachi'schen Röhre betrifft, welchen Hyrtl macht, indem er sagt: »Wäre der Canal der Tuba fortwährend offen und wegsam, so müßte unter der Taucherglocke die Spannung der Trommelhaut dieselbe bleiben, wie in freier Luft, da die durch den Mund und die Nase in die Tuba und sofort in die Trommelhöhle eindringende comprimirte Atmosphäre dem ebenso starken Druck auf die Außenfläche der Trommelhöhle das Gleichgewicht hält; und doch hörten Du Hamel und Colladon unter der Glocke das Sprechen ihrer Gefährten sehr schwer oder gar nicht, was nur durch den überwiegenden Druck der durch den äußeren Gehörgang auf die Trommelhaut wirkenden Luft erklärlich ist;« — diesem Einwurf können wir Folgendes entgegnen: Wäre die Eustachi'sche Trompete ein durchaus starres Rohr, so würde es keinem Zweifel unterliegen, daß, so lange sie wegsam ist, der Druck der Luft vor dem Trommelfell dem Druck der Luft hinter demselben vollkommen die Waage halten müßte. Da die Röhre aber nicht starr, sondern an ihrer Mündung in den Rachen häutig ist, so muß der gesteigerte Druck der Atmosphäre die häutigen Lippen der Röhrenöffnung gegeneinander pressen, und dann wirkt der gesteigerte Atmosphärendruck einseitig auf das Trommelfell, was sich durch folgenden einfachen Apparat (Fig. 71.) leicht anschaulich machen läßt: *A* ist eine mit Wasser gefüllte 10 Fuß hohe Druckröhre, aus welcher das Wasser beim Oeffnen des Hahnes *B* in die dreihalsige Flasche *C* strömt, dabei die Luft vor sich her durch die gekrümmte Röhre *D* drängt, und in dem Gefäß *E* comprimirt, da alle Oeffnungen des ganzen Apparates hermetisch verschlossen sind. In dem Gefäß *E* ist ein abgeschnittener Lampencylinder *F* aufgehängt, dessen oberes Ende *G* mit einer Blase geschlossen ist, an dessen unterem Ende *H* zwei Membranen locker so übereinander gebunden sind, daß der Saum der einen 1—2 Linien über den Saum der anderen herüberragt, ohne fest aufeinander zu liegen. So wie nun der Hahn *B* geöffnet wird, legen sich die beiden Säume der Membranen fest aneinander, und stellen sich convex nach innen, ebenso wie die Membran bei *G*. Wird *B* geschlossen, und der Hahn *J* geöffnet, so werden beide Membranen sofort wieder plan. Ebenso ist der Vor-

Digitized by Google

gang unter der Taucherglocke, welche durch *E* dargestellt ist, während die Wassersäule in *A* den vermehrten Atmosphärendruck repräsentirt. *G* würde

Fig. 71.



das Trommelfell und *H* die membranösen Lippen der Eustachi'schen Röhre in ihrem Verhalten gegen den verstärkten Druck versinnlichen.

Pathologische Thatsachen und physiologische Beobachtungen werden uns später noch überzeugen, daß das Hören der eigenen Stimme mindestens ebenso gut durch Vermittlung der Luft in der Eustachi'schen Trompete, als ohne dieselbe zu Stande kommen kann.

In Beziehung zum runden Fenster ist die Stellung der Trompete ganz ungünstig, indem die sie passirenden Schallwellen nicht direct zu jener Oeffnung des Labyrinthes gelangen[1]). Bei dem Menschen trifft die Verlängerung der Tuba die Zellen des Zitzenfortsatzes, bei den meisten Thieren, welchen letztere fehlen, die Weichgebilde, wie den Steigbügelmuskel und den Nervus communicans faciei. Jedenfalls also ist dieser Gang für die Direction der Schallwellen von keiner großen Bedeutsamkeit.

Die Membranen vor dem Labyrinth

haben unstreitig die wichtigste Function, nämlich die Rolle einer Leitung der Luftwellen zu dem Wasser des Labyrinthes zu übernehmen. Um dies darzuthun, ist es nothwendig, auf einige physikalische Eigenschaften der Membranen in dieser Beziehung im Allgemeinen aufmerksam zu machen.

Die Membranen sind erstlich sehr geeignet, Schallwellen aus der Luft

[1]) Hyrtl, l. c. p. 51.

aufzunehmen, wovon man sich sehr leicht überzeugen kann, wenn man über eine gespannte mit Semen lycopodii bestreute Haut, oder besser ein sehr dünnes gespanntes Papier, eine tönende Platte hält, worauf man sogleich die Samenkörnchen in hüpfende Bewegung gerathen sieht; dasselbe wurde auch bei Versuchen an dem Trommelfell direct beobachtet. Offenbar gerathen hierbei die einzelnen Theilchen der Membran in selbstständige Schwingungen, wobei wir es also mit einer Resonanz der ersten Art (cf. oben) zu thun haben. Man erfährt dieses auch daraus, daß mit der Spannung der Membran deren Fortpflanzungsvermögen für höhere Töne, mit ihrer Abspannung für tiefere Töne wächst.

Zweitens: für uns die wichtigere Eigenthümlichkeit der Membranen ist die, daß sie mit großer Leichtigkeit die ihnen von der Luft her mitgetheilten Schwingungen auf Wasser fortpflanzen. — Hierüber hat uns J. Müller durch seine Versuche bereits vollkommen aufgeklärt, indem er zeigte, wie der Ton einer unten offenen mit keinen Seitenlöchern versehenen Pfeife, wenn dieselbe auf die Wasseroberfläche aufgesetzt wird, nur sehr schwach mit dem gläsernen Conductor aus dem Wasser vernommen wird, dagegen mit vollkommner Intensität, wenn das Ende der Pfeife mit einer auf dem Wasser aufgesetzten Membran verschlossen ist. Müller leitet diese Eigenthümlichkeit der Membran ab von der Structur und Verknüpfung ihrer kleinsten Theilchen, vermöge welcher sie sich Luft- und Wasser-Wellen gleich gut accommodire. Es ließ sich jedoch vermuthen, daß die Schallwellen, wenn sie einmal aus der Luft durch Vermittlung der Membran an das Wasser übergegangen waren, vielleicht doch schwerer wieder durch die Membran an die Luft austreten, so daß dadurch die Membran zu einer die Wasserwellen reflectirenden Wand würde. Ein Versuch, welchen ich hierüber anstellte, schien zu Gunsten dieser Vermuthung zu sprechen. Als ich nämlich ein Cylinderglas mit Wasser ganz gefüllt hatte, hing ich an einer Drahtspirale ein Glöckchen darin auf, und verschloß nach vollkommner Austreibung der Luft das Gefäß mit einer Blase. Sollte die Membran ebenso leicht Schallwellen des Wassers an die Luft übergehen lassen, als umgekehrt, so stand zu erwarten, daß bei diesem Experiment der Schall der Glocke sehr viel deutlicher, ähnlich wie durch Einschaltung eines festen Conductors zwischen Wasser und Ohr, vernommen werde. Dieses fand jedoch nicht statt; es war ganz gleichgültig, ob die Membran über die Wasseroberfläche gespannt war oder nicht. Dem steht jedoch ein anderer Versuch gerade entgegen. Durch eine Thür war ein Loch gebohrt; in dieses wurde ein mit Wasser gefüllter, mit Tuch vielfach umwickelter und an einem Ende mit Blase geschlossener Cylinder in geneigter Lage gesteckt. Wurde nun die offene Pfeife auf jener Membran aufgesetzt und möglichst gleichmäßig angeblasen, so hörte man den Ton aus dem Wasser viel weniger stark, als wenn nach vollkommenster Füllung desselben mit Wasser auch sein zweites Ende mit einer Membran verschlossen und dieser das Ohr genähert wurde.

Der letztere Versuch wird in seinem Resultat jedoch minder gewichtig dem ersteren gegenüber, wenn man erwägt, wie schwierig es ist, dem Schall gerade den bestimmten Weg allein durch Membran, Wasser und Membran anzuweisen, ohne daß seine Wellen gleichzeitig noch auf anderen Wegen zu unserem Ohre kämen.

Wäre die Erklärung von J. Müller richtig, so müßte das erste Experiment den entgegengesetzten Erfolg gehabt haben. Ueberlegen wir uns die Verhältnisse genauer, so finden wir, daß es nicht von der Natur der

Digitized by Google

Membran an sich herrührt, den Uebergang der Schallwellen gerade von der Luft zum Wasser zu erleichtern, sondern von dem Verhältniß der Membran zu dem Wasser, welches nicht in gleicher Weise zwischen Membran und Luft stattzufinden braucht. Dieses dort so wirksame Verhältniß bezeichnen wir mit dem Namen der Adhäsion. Bei Berührung von Membran und Wasser wird durch jene an der Berührungsstelle beider Substanzen in dem Wasser eine größere Verdichtung hervorgerufen, wie man ja aus Versuchen weiß, daß, entsprechend der wirkenden Fläche, größere Gewichte erst eine Entfernung der sonst so leicht verschiebbaren Wassertheilchen von einander hervorrufen können. Dadurch also wird die Oberfläche des Wassers dem Dichtigkeitsgrad der Membran näher gebracht, und deßhalb, weil das verdichtete Wasser in seinen Schwingungen der dichteren Membran sich leichter accommodirt, ist der Uebergang der Wellen von der Membran zum Wasser erleichtert; nicht aber deßhalb, weil sich die Membran überhaupt den Wellen des Wassers schon leicht accommodiren kann. Diese Verdichtung des Wassers kann ferner nicht wie abgebrochen unmittelbar unter der Oberfläche aufhören, sondern wird stetig abnehmen, wodurch eben innerhalb des Wassers der Uebergang der Wellen in weitere Tiefen erleichtert ist. Vielleicht dient zur Vermeidung selbst dieser Dichtigkeits-Unterschiede des Wassers die Kleinheit des Labyrinthes, und der röhrige Bau der engen Canäle, um in den Flüssigkeitsfäulchen fast durch ihre ganze Dicke einen annähernd gleichen Dichtigkeitsgrad zu erzielen. Von der Richtigkeit dieser Annahme im Allgemeinen überzeugt man sich leicht aus folgendem Versuch. Man mache das Müller'sche Fundamentalexperiment mit der unten offenen Pfeife ohne Seitenlöcher, verschließe aber das offene Ende statt mit gewöhnlicher nassen, mit einer in Oel abgeriebenen Membran, setze diese auf die Oberfläche des Wassers, lasse sie anblasen und leite den Schall aus dem Wasser durch den gläsernen Conductor zum Ohr, und man wird finden, daß der Ton eben so schwach gehört wird, als wenn man die Pfeife mit ihrem unteren offenen Ende auf das Wasser aufsetzt und anblasen läßt. Das Resultat bleibt dasselbe, wenn man eine mit Wasser befeuchtete Membran zum Verschluß der Pfeife anwendet, und dieselbe auf einer ½ Zoll dicken Oelschicht aufsetzt, die sich auf dem Wasser im Becken befindet. Bleibt die Stellung der Pfeife zum Conductor und ihre gegenseitige Entfernung, so wie die Stärke des Anblasens der Pfeife auch ganz gleich, so wird doch jedesmal der Ton stärker vernommen, wenn die Membran und der Conductor ins Wasser, als wenn sie ins Oel getaucht sind.

Nun müßte noch eine weitere Frage erledigt werden, nämlich ob die Membranen auch bei schwacher Spannung die Schallwellen leicht an feste Körper abgeben. Wenn man eine tönende Stimmgabel auf eine über einen Metallring schwach gespannte Membran aufsetzt, so hört man den Ton kaum stärker, als wenn man die Gabel frei in der Luft hält; faßt man jedoch den Ring fest mit einer Zange und nimmt diese zwischen die Zähne, so hört man bei verstopften Ohren den Ton der Stimmgabel sehr deutlich.

Man sieht also, daß die Membranen auch bei schwacher Spannung den Schall sehr gut von festen zu festen Körpern leiten. Hat man nun ferner den mit der Membran bespannten Ring mittelst der Zange und den Zähnen gefaßt, so vernimmt man den Ton der Stimmgabel, wenn man die schwingenden Zinken der Membran nähert, viel deutlicher, als wenn man dieselben auf gleiche Entfernung der Zange selbst nähert. In Gleichem: wenn man den Ring direct mit den Zähnen faßt, und abwechselnd wieder losläßt, während die unten offene Pfeife auf der Membran aufgesetzt bleibt, und gleich-

Digitized by Google

mäßig angeblasen wird, die beiden Ohren aber fest verstopft sind, so ist auch dabei der Ton viel stärker, so lange wir den Ring fest zwischen den Zähnen haben. Daraus ist ersichtlich, daß die Membranen auch sehr geeignet sind, Schallwellen der Luft auf feste Körper überzuleiten. Keineswegs aber kommt die Güte der Schallleitung von Membranen zwischen festen und festen Körpern der fester Körper unter sich, noch auch zwischen Luft und Luft der von Luft gleich, oder übertrifft sie etwa; denn spannt man eine Membran in einen auf den Tisch befestigten Schraubstock, und setzt auf die auch so sehr als möglich gespannte Membran die tönende Stimmgabel auf, so kommt ihr Ton nie zu der Stärke, als wenn wir die Stimmgabel direct auf den Schraubstock aufsetzen. Am meisten gewinnt der Ton noch die annähernd gleiche Intensität, wenn die Membran in einer Ebene mit der Achse der Stimmgabel und diese senkrecht auf die Tischplatte, an welcher der Schraubstock befestigt ist, gehalten wird.

Somit vermindert also unter allen Umständen die Membran die Excursion der schwingenden Theile, und zwar am meisten, wenn sie zwischen festen tönenden und festen Körpern eingeschaltet, dann, wenn sie zwischen Luft und festen Körpern, am wenigsten, wenn sie zwischen Luft und Wasser ausgebreitet ist.

B. Die resonirenden Apparate.

Wir haben oben bereits angegeben, daß man zwei Arten der Resonanz zu unterscheiden hat. Hier kommt uns zu, die einzelnen Theile des Gehörorgans, welche alle entweder die eine oder andere Art, oder beide Arten der Resonanz vermitteln können, unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten.

Sprechen wir allein von dem Hören der in Luft erregten, oder durch die Luft allein zu unserem Ohr fortgepflanzten Schallwellen, so würden wir die erste Art der Resonanz, durch welche bloß die Mittheilung des Tons vom tönenden Körper an ein verschiedenartiges Medium verstärkt wird, ganz außer Acht lassen können, fänden wir nicht eine Substanz vor, welche offenbar durch ihre Eigenthümlichkeit die Resonanz der ersten Art, wenn ich so sagen darf, aus zweiter Hand übernimmt, indem sie nicht sowohl die Mittheilung des Tons vom tönenden Körper, in unserem Falle der Luft, zu dem Gehörorgan verstärkt, als vielmehr die Schwingungen, die in ihr erregt worden, mit großer Leichtigkeit auf weitere Theile des Gehörorganes fortpflanzt: es ist dies die Substanz

des Trommelfells.

Stellen wir die hierher gehörigen Erfahrungen zusammen, so ergiebt sich, daß zur Aufnahme der Schallwellen aus der Luft ein gewisser Grad der Spannung der Membran vor Allem nothwendig ist.

Unter allen festen Körpern nehmen auch sehr kleine Membranen Schallwellen der Luft mit der geringsten Verminderung der Elongation schwingender Theilchen, also mit der geringsten Verminderung der Intensität des Schalles auf, und lassen sie durch sich hindurch wieder an Luft treten, und auch auf feste Körper von anderer Cohäsion übergehen. Diese beiden Gesetze können durch mannigfache Experimente vollkommen bewiesen werden. Schon Savart hat gezeigt, daß kleine gespannte Membranen, auch das Trommelfell in seiner natürlichen Befestigung selbst, den darauf gestreuten Sand abwerfen, wenn in ihrer Nähe ein starker Ton erregt wird. Nimmt man eine kleine gläserne Phiole, und hält an die Mündung eine tönende Stimmgabel, so wird deren Ton durch die Resonanz des eingeschlossenen Luftraumes bedeutend ver-

Digitized by Google

stärkt; überspannt man nun die Oeffnung des Glases mit einer sehr dünnen Membran (einem Stück Pleura oder dergl.), so kann man sich leicht überzeugen, daß bei einem gewissen Grade der Spannung der Ton der Stimmgabel fast eben so stark vernommen wird, als wenn die Membran gar nicht vorhanden wäre. Diesseits und jenseits des bestimmten Spannungsgrades findet dieses aber nicht mehr statt; schon geringe Erschlaffung oder etwas erhöhte Spannung läßt den Ton der Stimmgabel nicht stärker erscheinen als ohne Gegenwart der Phiole und ihres sonst resonirenden Luftraumes. —

Wie leicht einmal der Membran übergebene Schwingungen von ihr aus sich zu anderen festen Körpern fortpflanzen, haben wir schon bei Gelegenheit der Schallleitung in festen Körpern überhaupt erwähnt, wobei wir jedoch nur Wellen berücksichtigten, welche direct von den festen tönenden Massen auf die Membran übergegangen waren. Es gilt das Nämliche übrigens auch von solchen, welche aus der Luft auf die Membran zunächst übergegangen sind. J. Müller zeigte Versuche, durch welche er beweisen wollte, daß durch diese Eigenschaft der Membran ein näherer Zusammenhang zwischen ihr und den Gehörknöchelchen hergestellt sei. Ich glaube jedoch noch weiter gehen und behaupten zu dürfen, daß im Allgemeinen von dem Trommelfell aus nicht allein zu diesen Knöchelchen, sondern zu dem ganzen die empfindenden Nerven umschließenden Felsenbein sich die Schallwellen mit größter Leichtigkeit fortpflanzen. Spannte J. Müller auf einen Ring dünnes Papier, und faßte den Ring mit der einen Hand, so fühlte er bei Annäherung einer tönenden Stimmgabel seine Bebungen, was nicht der Fall war, wenn die Membran entfernt, und die schwingenden Zinken dem Ringe auch sehr nahe gebracht wurden.

Um zu sehen, ob sich die Schwingungen der Luft von dem Trommelfell aus mit einiger Stärke in die festen Theile des Schädels fortpflanzen, ließ ich einer Person von einem Dritten durch eine 1 Fuß lange am einen Ende trichterförmig erweiterte, am anderen Ende verengte Holzröhre, welche in den äußeren Gehörgang eingeführt werden konnte, leise in das Ohr sprechen, und auscultirte mittelst eines Stethoskopes die verschiedenen Theile des Schädels. Hierbei fand ich, daß an der ganzen Oberfläche des Kopfes deutlich die Stimme aus dem Stethoskop zu kommen schien, am stärksten vernahm ich sie jedoch, wenn das Stethoskop auf das andere Ohr gesetzt wurde.

Zu demselben Resultat kommt man auch, wenn man einen Zweiten die tönende Stimmgabel vor sein eines Ohr halten läßt, während man selbst dessen einzelne Kopfpartien auscultirt. Daß der Schall hie und da ziemlich stärker durch das andere Ohr wieder auszutreten scheint, mag seinen Grund darin haben, daß dieser Punkt genau in der Direction der primären Schallwellen gelegen ist, und daß die neuen Schwingungen des zweiten Trommelfelles vielleicht ebenfalls mitwirken, die Wellen der festen knöchernen Theile der Luft zu übertragen. Daß der erstere Grund hiebei jedenfalls mitwirkt, kann man daraus abnehmen, daß bei gewissen Stellungen der Stimmgabel gegen die Ohröffnung ihr Ton durch das andere Trommelfell fast gar nicht, und bei gewissen anderen wiederum sehr stark gehört wird.

So also scheint das Trommelfell, in Anbetracht der Leistungen, welche wir an Membranen überhaupt haben kennen lernen, sehr geeignet, nicht allein durch seine eigene Resonanz, sondern auch dadurch, daß es das Mittönen der gesammten Knochenmasse des Schädels, vor allem des Felsenbeines, und das Mittönen des zweiten Trommelfelles vermittelt, die Uebertragung der Schallwellen auf das Labyrinthwasser, die festen Theile der Schnecke, und sodann auf die dort befindliche Nervenausbreitung mit Leichtigkeit zu bewerkstelligen.

Digitized by Google

Man darf sich jedoch keine übertriebene Vorstellung von der Größe des Effectes machen, welches das eine Trommelfell oder beide zusammen erzeugen. Für ausgedehntere Massen von Membranen und festen Körpern, mit welchen diese zusammenhängen, läßt sich ein bei weitem größerer Vortheil einer solchen Einrichtung erwarten; bei der Kleinheit der Membran des Trommelfelles ist er dagegen nachweisbar viel geringer. Macht man nämlich den oben erwähnten Versuch an einer Leiche, so findet man, wie bei dem Lebenden, einen etwas aber sehr unbedeutend stärkeren Klang bei Auscultation des einen Ohres, als irgend einer anderen Stelle des Schädels auf derselben Seite, wenn vor dem anderen Ohr eine Stimmgabel tönt, und auch die Kopfschwarte an der Stelle entfernt ist, auf welcher man das Stethoskop aufsetzt. Wird nun das eine oder werden beide Trommelfelle zerstört, das äußere Ohr ganz entfernt, und derselbe Versuch wiederholt, so war es nicht möglich, eine auffallende Verringerung der Intensität des Schalles mit dem Stethoskop wahrzunehmen. Ich war überhaupt überrascht, an einer frischen Leiche, deren Schädel aufgesägt und deren Gehirn entfernt war, zu bemerken, wie leicht die Schädelknochen einen Schall aus der Luft aufnehmen und fortpflanzen. Den Ton einer schwingenden ½ Zoll über die Sella turcica gehaltenen Stimmgabel vernahm ich sehr deutlich aus dem auf den Meatus auditorius aufgesetzten Stethoskop, freilich nicht so stark, als wenn die Stimmgabel vor meinem eigenen Ohr schwang, aber doch noch sehr deutlich wahrnehmbar, während ich nach Entfernung des Stethoskops auf gleiche Distanz mit dem bloßen Ohr ihren Ton nicht mehr vernehmen konnte.

Es bleibt uns noch übrig, je nach Veränderung der äußeren Bedingungen, die Natur der Wellen selbst zu prüfen, welche auf dem Trommelfell ablaufen.

Berücksichtigen wir die Beschaffenheit der Schallwellen, welche zu dem Trommelfell gelangen, so giebt es zwei Möglichkeiten, durch welche eine Verschiedenheit der Schwingungen des Trommelfelles erzeugt wird. Entweder nämlich ist die Verdichtungswelle der Luft von der Art, daß den Theilchen des Trommelfells eine progressive Bewegung gegeben wird, welche größer ist als die Dicke des Trommelfelles, oder es ist dieses nicht der Fall; dann werden die Schwingungen dieser Membran als Verdichtungs- und Verdünnungswellen auftreten, während sie im ersten Fall transversale oder Beugungswellen darstellen, welche jedoch wegen der Kleinheit des Trommelfells stets nur mit sehr geringen Excursionen und nur bei einer gewissen Stärke der Stöße werden stattfinden können. Es hängt jedoch die Möglichkeit einer Beugungsschwingung des Trommelfelles nicht direct ab von der Dicke einer Welle, welche es trifft, sondern allein von der Größe der Progression der schwingenden Theile; denn die Dicke ist abhängig erstens von der Geschwindigkeit des die Welle erregenden Stoßes, zweitens von der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Medium, in welchem die Welle erregt worden, und zwar so, daß sie den Quotient dieser beiden in Zahlen darstellbaren Größen, den Ausdruck der verhältnißmäßigen Beziehungen der Schwingungsdauer eines Moleküls, und der Fortbewegung der Veränderung längs einer Reihe gleichartiger Moleküle bildet. Diese Dicke der Welle, der Raum vom Anfang einer Welle zur anderen, kann bei dem Fortschreiten der Welle vollkommen gleich bleiben, nämlich so lange die Welle mit der einmal gewonnenen Breite in einem gleichartigen Medium sich fortbewegt, ohne daß deßhalb die Größe der Bahnen schwingender Theilchen ebenfalls gleich bleiben müßte. Im Gegentheil findet das letztere nur in einer lufterfüllten Röhre statt, innerhalb welcher die Bahn der schallleitenden Lufttheilchen eben so groß ist

Digitized by Google

als die Bahn des stoßenden Körpers, wenn die Schnelligkeit seines Stoßes gleich ist der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles in der Luft; halb so groß als die Bahn des stoßenden Körpers, wenn die Geschwindigkeit des Stoßes nur halb so groß ist als die Geschwindigkeit des Schalles in der Luft u. s. w. In allen diesen Fällen behauptet dann aber auch diese Bahn ihre Größe in allen weiteren Lufttheilchen der Röhre, während der Schall durch sie fortschreitet. — Pflanzt sich der Schall aber in dem unbegränzten Luftraume fort, so bleibt zwar die Dicke der kugelförmigen Welle stets dieselbe, wie sehr sich auch ihr Umfang vergrößern mag, allein die Bahn der Lufttheilchen, welche die Welle passirt, nimmt ab proportional dem Quadrat ihrer Entfernung von dem stoßenden Körper.

Hieraus geht hervor, daß die günstigste Bedingung zur Erzeugung von Beugungswellen an dem Trommelfell die ist, wenn starke Schwingungen eines tönenden Körpers durch die Luft einer Röhre dieser Membran zugeführt werden, während dagegen, wenn die Bahn der schwingenden Theilchen unmittelbar am tönenden Körper z. B. ein Zoll gewesen wäre, bei 10 Fuß Entfernung in freier Luft bereits die Bahn der Lufttheilchen auf $^1/_{100}$ Zoll reducirt worden, somit also kleiner wäre als das Trommelfell dick ist. Dann können wohl noch Verdichtungswellen, nicht aber mehr Beugungswellen an dem Trommelfell durch die Schwingungen der Luft erzeugt werden.

Weiter treten Verschiedenheiten in den Schwingungen des Trommelfelles auf, je nach der Richtung, in welcher dasselbe von den Schallwellen getroffen wird. Geschieht dieses von sehr starken Wellen in senkrechter Richtung, so entstehen Beugungsschwingungen in seiner ganzen Breite; geschieht es in einer schiefen Richtung, was bei der geneigten Fläche des Trommelfelles auch dann stattfinden muß, wenn die Schallwellen parallel der Achse des Meatus auditorius externus durchgehen, so wird an der Stelle, wo die Schallwellen zuerst auftreffen, auch zuerst die Schwingung eintreten und von da aus über die Membran gegen ihre Gränzen sich verbreiten, von wo aus sie wieder zurückgeworfen und gezwungen wird hin und her zu laufen, wie die Schwingung an einer gespannten Saite, wodurch nothwendig in dem Trommelfell auch eine Resonanz der zweiten Art zu Stande kommt; und zwar ist es gleichgültig, welche Art der Schwingung, eine Beugungs- oder Verdichtungswelle, zuerst in dem Trommelfell erregt worden war, gleichgültig ferner, ob die Verdichtungswellen zuerst in dem Trommelfell hervorgerufen, oder ihm erst von anderen festen Theilen, von dem Ohrknorpel oder Kopfknochen, zugeleitet wurden.

Endlich können Combinationen von Schwingungen in dem Trommelfell entstehen, woraus J. Müller[1]) theilweise die Ursache des Timbres eines Tones abzuleiten geneigt ist. Man kann sich z. B. denken: eine Luftwelle ist so zusammengesetzt, daß sie bei ihrem Fortschreiten abwechselnd das Maximum ihrer Verdichtung hin- und herwirft wie eine Saite, die an dem einen Ende gestoßen diese Bewegung während ihrer Transversalschwingung macht: dann würde eine Verdichtungswelle gerade durch das Trommelfell hindurch gehen, zugleich aber ein seitliches Hin- und Herwogen des Maximums der Verdichtung und Verdünnung eintreten.

Alle übrigen Theile des Ohres und seiner Umgebung, so weit sie bei Erzeugung einer Schallempfindung betheiligt sind, müssen als resonirende Körper der zweiten Art betrachtet werden. Sie sind begränzt, von Luft umgeben, oder feste Substanzen Luft umschließend, weßhalb von ihrer Begrän-

[1]) Müller, Physiologie II. p. 432.

Digitized by Google

zung die Schallwellen abprallen, mit anderen reflectirten oder primären sich kreuzen müssen, und so Verstärkung des ursprünglichen Schalles (Resonanz der zweiten Art) im günstigen Fall erzeugen können.

Luft, von festen Körpen umschlossen, und begränzte feste Körper selbst sind es, welche unter diesem Gesichtspunkt jetzt berücksichtigt werden müssen.

Die Luft im Gehörorgan

ist in verschieden unvollkommen geschlossenen Räumen anzutreffen. Diese werden nämlich gebildet von den Wandungen des äußeren Gehörgangs und der Außenfläche des Trommelfelles, zweitens von der knöchernen Trommelhöhle und der Innenfläche des Trommelfelles, drittens von den Zellen des Processus mastoideus, welche mit einigen Oeffnungen nach vorn in die Trommelhöhle münden. Bei einzelnen Thierclassen kommen auch noch ganz geschlossene, mit Luft erfüllte Räume vor, wie z. B. Schwimmblasen der Fische, oder geschlossene knöcherne Luftzellen, die, wenn auch nicht in unmittelbarer Nähe des Gehörorgans oder mit ihm in directem Zusammenhang, doch als resonirende Räume zu betrachten sind.

Halten wir eine tönende Stimmgabel vor eine aus beliebigem Material gefertigte Röhre, so vernehmen wir den Ton viel deutlicher, als wenn die Gabel in freier Luft schwingt. Es findet dies statt, mag der Cylinder mit der Hand umfaßt sein oder nicht, d. h. mag seine Wandung durch die Vibration der Luft ebenfalls in Schwingungen gerathen oder nicht. Daraus folgt, daß die Verstärkung des Tones allein von der Reflexion der Luftwellen herrührt, welche innerhalb der Röhre untereinander und mit den primären von den tönenden Körper ausgehenden zusammentreffen und bei ihrer Kreuzung Berge und Thäler, Verdichtung und Verdünnung vergrößern. Die erste Ursache hievon liegt darin, daß die Luftwellen schwer an feste Körper übergehen, größtentheils also reflectirt werden, wobei möglicher Weise der dadurch entstehende Schall stärker werden kann als der primär erregte, was beweist, daß man es hiebei mit einer Resonanz der zweiten Art zu thun hat. (Siehe oben S. 348.)

Gehen wir in dem Experiment vorläufig ohne weitere Anwendung auf das Gehörorgan weiter, führen die schwingende Stimmgabel in den Cylinder tiefer ein, und halten sie in der Mitte oder excentrisch so fest, daß nur der Stiel der Gabel noch außerhalb der Röhre ist, so vernehmen wir den Ton im Anfang schwächer, später gar nicht mehr, auch wenn wir die andere Oeffnung des Cylinders ans Ohr halten, während wir uns doch leicht überzeugen können, daß die Gabel noch schwingt: denn der Ton wird sofort wieder deutlich und mit Resonanz vernommen, sobald die Gabel wieder bis an die Oeffnung des Cylinders herausgezogen wird. Es bleibt sich der Erfolg des Versuches gleich, mag der Cylinder bloß auf der einen Seite oder auf beiden offen sein.

Ferner: nimmt man eine Phiole, deren Luftraum den Ton einer Stimmgabel sehr stark resonirt, füllt nach und nach immer mehr Quecksilber in sie ein, während man nach jeder neu hinzugefügten Quantität die tönende Stimmgabel wiederum über die Mündung des Gefäßes hält, so hört die Resonanz bei einem gewissen Quantum Quecksilber, also bei einer gewissen Reduction des Luftraumes, auf. Ein anderer Ton einer zweiten Stimmgabel wird dann aber noch möglicher Weise durch Resonanz verstärkt.

Endlich: bringt man in dieselbe Phiole nur sehr wenig Wasser, und erhitzt dieses bis der ganze Raum mit Wasserdampf erfüllt ist, so verschwindet derselbe Ton der Stimmgabel vor der Mündung der Phiole, vor welcher er vorher so stark resonirt hatte.

Digitized by Google

Aus alle dem ergiebt sich, daß nicht unter allen Verhältnissen ein und derselbe Luftraum einen bestimmten Ton gleich gut resonirt, sondern daß dieses abhängt 1) von der Form und Größe des Raumes, 2) von der Höhe und Tiefe des Tones, 3) von der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des raumerfüllenden Mediums, 4) von der Stelle vor oder in dem Raum, an welcher die Tonwellen erregt werden. Die letzte Ursache jedoch, ob es überhaupt zu einer Resonanz kommt oder nicht, ist die Dicke der Welle im Verhältniß zu der Größe und Begränzung des Raumes bei einem bestimmten Punkt, von dem der Schall ausgeht.

In einem Zimmer findet sich oft nur eine kleine Stelle, von der aus ein gewisser Ton unserer Stimme einen Hall bekommt. Dieser Hall fällt häufig weg, wenn die Geräthschaften des Zimmers entfernt oder anders gestellt werden. Bisweilen ist es nur ein einziger Ton, welcher hallt, während alle anderen Töne dies nicht thun. Bei einem großen Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre und bestimmten Temperaturen findet man auf kleineren Plätzen oder in den Straßen der Stadt den Hall der Töne sehr verändert gegen früher, wenn gerade andere meteorologische Verhältnisse obgewaltet haben: Bedingungen, welche hier im Großen wirken, wie bei unseren vorhin angeführten Versuchen im Kleinen.

Als eine Eigenthümlichkeit der hohen Töne wurde angenommen [1]), daß sie überhaupt weniger durch Resonanz verstärkt werden können als tiefe; so der hohe Ton, welcher laut vernehmlich bei dem Anschlagen der Stimmgabel hervorgerufen wird, die höheren Töne der Saiteninstrumente. Jener wird nicht vernehmbarer, wenn man die Stimmgabel auf einen Tisch stemmt, die letzteren nicht auf den Resonanzböden unserer Instrumente; allein der erstere wird sehr deutlich, und deutlicher als der tiefe, wenn ich die Stimmgabel auf eine sehr schmale Fläche oder auf einer strammgespannten Membran, welche ich über eine zollweite Glasröhre befestigt habe, aufsetze, die höher gesungenen Töne bekommen einen Hall in Räumen, in welchen dieser tieferen fehlt; der höhere Ton der Stimmgabel wird vernehmlich, wenn bei dem Hineinstecken der schwingenden Zinken in eine Glasröhre oder ein Becherglas, welches man mit der ganzen Hand umfaßt, der tiefere Ton verschwunden ist. Man sieht also, daß es nicht der hohe Ton an sich ist, welcher in gewissen Fällen nicht durch Resonanz verstärkt wird, sondern daß dies immer von weiteren Bedingungen abhängig gedacht werden muß.

Die unregelmäßige Gestalt des äußeren Gehörganges, die vielfachen Erhabenheiten und Vertiefungen in den Wänden der Trommelhöhle, die Form und Verschiedenheit der Gewebe, aus welchen die übrigen, mit der Trommelhöhle zusammenhängenden Seitencanäle zusammengefügt sind, lassen für jeden einzelnen Fall kaum eine genaue Berechnung zu. Die Krümmungen, welche der äußere Gehörgang bildet, gestatten vielen Schallwellen nicht in directer Richtung das Trommelfell zu erreichen, doch werden viele durch mannigfache Reflexion bis dorthin gelangen, und eben dadurch verstärkt diese Membran treffen können, ja unmittelbar an dem Eingang können Schallwellen von der Concha gegen den Tragus geworfen, durch Reflexion verstärkt und so mit einer größeren Excursion der schwingenden Lufttheilchen in den Gehörgang befördert werden. Die Luft in dem äußeren Gehörgang wird trotz der Kürze dieses Canales, welche ein Selbsttönen der darin eingeschlossenen

---

[1]) Weber, Wellenlehre. p. 530.

Digitized by Google

Luf verhindert, wegen seiner Enge, und wegen des Blutreichthums seiner Wandungen eine höhere, der Blutwärme nahe kommende Temperatur und eine große Menge Wasserdampf besitzen, wodurch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalls in diesem Raum der äußeren Luft gegenüber verändert, nämlich erhöht wird; dadurch muß nothwendig auch die Dicke der Schallwellen hier schon, natürlich aber noch vielmehr in der Trommelhöhle vergrößert werden.

Welchen Einfluß dieser Umstand wieder auf die Resonanz in den beiden Räumen hat, kann man leicht abnehmen. Genaueres aber läßt sich auch von dem Vorgang der Resonanz in der Trommelhöhle nicht angeben, deren Dimensionen so verschieden sind, daß sich die Tiefe derselben zur Breite und Höhe verhält wie 1 zu 2,25 zu 3,0. Dabei ist jedoch in keiner dieser Richtungen die innere Fläche der Trommelhöhle regelmäßig, noch auch von Substanzen gleicher Dichtigkeit gebaut. Theils sind es Membranen, Trommelfell und Membrana tympani secundaria, theils Knochenmassen, welche verschiedene Dichtigkeitsgrade besitzen, was zusammengenommen uns nicht erlaubt einen Versuch zu machen, auch nur für einen Wellenzug, welcher durch die Trommelhöhle geht, die Punkte der Verstärkung und Interferenz innerhalb dieses Luftraumes aufzufinden.

Die eben bezeichneten Räume haben sämmtlich Oeffnungen nach außen: der Gehörgang durch das äußere Ohr, die Trommelhöhle durch die Tuba Eustachii, einem ca. 16‴ langen, in der Mitte etwas verengten, an Anfang und Ende gegen 2‴ weiten, theils knöchernen, theils knorpelig-häutigen Rohre, durch welches zugleich indirect die in die Trommelhöhle ausmündenden Zellenräume des Processus mastoideus einen Ausgang bekommen. Vielleicht kann ihre Mündung im Schlundkopf durch Contractionen des Levator palati mollis und Tensor palati etwas erweitert werden. Daß die Tuba Eustachii eine für die Resonanz wichtige Gegenöffnung bilden wird, läßt sich theoretisch und nach den von J. Müller angestellten Versuchen schließen, wenn wir auch hiebei freilich die Unkenntniß von der wahren akustischen Bedeutung dieses Gebildes in ihren feineren Beziehungen eingestehen müssen. Ist man ja auch noch nicht im Stande, bei verhältnißmäßig viel einfacheren und leichter einer Untersuchung zugänglichen resonirenden Räumen, wie einer Violine ꝛc., den Nutzen gerade dieser oder jener bestimmten Form der Oeffnung in dem Resonanzboden zu übersehen.

Von Henle wurde zuerst die Analogie zwischen der Oeffnung des Resonanzbodens eines Saiteninstrumentes und der Tuba Eustachii aufgestellt. J. Müller hat mittelst einer kleinen kegelförmigen Röhre, welche eine sehr kleine Seitenöffnung hatte und in den äußeren Gehörgang gesteckt werden konnte, während in einer auf sie fest aufsetzbaren, mit einer Membran verschlossenen zweiten Röhre ein Schall erregt wurde, geprüft, ob das Ansetzen einer engen Röhre an jener seitlichen Oeffnung von Einfluß auf die Stärke wäre, mit welcher der Schall gehört wird, und hiebei keine entscheidenden Resultate bekommen, wie man aus Experimenten mit weiteren Röhren und großen Seitenöffnungen etwa hätte vermuthen können.

Die Schwimmblase der Fische, hie und da schon in genauerem anatomischen Zusammenhang mit dem Gehörorgan, kann selbst, wenn sie entfernter von demselben gelegen und ohne Zusammenhang mit ihm ist, dennoch zur Verstärkung der von dem Wasser an den Thierkörper fortgepflanzten Schallwellen beitragen.

J. Müller leitet die Verstärkung, welche der Ton einer unten mit

Digitized by Google

Membran geschlossenen Pfeife, wenn sie in dem Wasser angeblasen wird, während zwischen ihr und dem gläsernen Conductor sich eine mit Luft gefüllte Blase befindet, ohne Bedenken von der Resonanz der Schallwellen in der eingeschlossenen Luft ab, welche ihre Schwingungen ohne Schwächung auch wieder durch Vermittlung ihrer membranösen Begränzung auf das umgebende Wasser fortpflanze. Wir haben früher schon einen Versuch angeführt, der uns daran zweifeln machte, daß sich die Schallwellen auch aus dem Wasser an die Luft leichter durch eine zwischengelegte Membran fortpflanzen, wie dieses umgekehrt zweifelsohne geschieht. Anstatt also den Ton der Pfeife hinter der untergetauchten Schwimmblase aus dem Wasser mit dem Conductor dem Ohr zuzuleiten, wieß ich dem Schall den Weg zum Ohr unmittelbar aus dem Luftraum der Blase selbst und zwar auf folgende Weise: Auf die trichterförmige Erweiterung eines Stethoskops wurde eine mit Luft gefüllte Blase so gebunden, daß dieses Ende des Instruments direct mit einem Stück derselben überspannt war, während es sich zugleich in dem lufterfüllten Raum der übrigen Blase befand. Es steckte also dieses untere Ende des Stethoskopes in der Blase, wie man sich ein Organ in das Peritonäum gelagert denkt. Zum Vergleich war über ein zweites Stethoskop bloß ein Stückchen einer anderen Blase gebunden, und nun wurde die Stärke des Tons, welcher von der Ansprache einer offenen unten ebenfalls mit Membran überspannten, auf das Wasser aufgesetzten Pfeife ohne Seitenlöcher berrührte, mit diesen beiden Stethoskopen geprüft, deren häutiger Verschluß sich natürlich unter Wasser befand. Hierbei zeigte sich kein merklicher Unterschied, so daß ich fast geneigt bin anzunehmen, die Verstärkung des Tones in Müller's Experiment rühre von Reflexion der Schallwellen an der Außenfläche der Schwimmblase her, indem sich diese wie das Brettchen oder eine schlaffe zwischen Pfeife und Conductor eingeschaltete Membran in anderen früher schon erwähnten Versuchen Müller's verhalten möge, worauf auch ein anderes Experiment von Müller hinweist, welches darin bestand, daß er die Luft in einer Schwimmblase mittelst einer Spritze abwechselnd mehr und weniger verdichtete, ohne daß dadurch die Stärke des Tones eine Aenderung erlitt. Freilich kann physikalisch die Möglichkeit nicht geläugnet werden, daß, wenn die Wandung der Blase festen Theilen des Thierkörpers angelagert ist, Schallwellen gewisser Töne von da aus in den Luftraum dringen, und dort resonirt werden können; nicht minder physikalisch ist aber die Behauptung, daß nicht allgemein jeder Ton hiebei eine Verstärkung durch Resonanz erfahren müsse. — Daß ferner auch die festen Theile des Gehörorganes und seiner Umgebung eine Resonanz der zweiten Art mannigfach zu vermitteln im Stande sein werden, läßt sich bei ihrer Begränzung und Formverschiedenheit schon von vornherein erwarten, nur haben wir über ihre Leistungen im Einzelnen, so weit möglich, noch genauer Rechenschaft zu geben.

Das äußere Ohr

haben wir früher schon als ein Gebilde kennen gelernt, durch welches weniger auf unmittelbarem Weg die Direction der Schallwellen zu den inneren Theilen des Gehörorganes begünstigt wird, vielmehr ist es, wie dort schon angedeutet wurde, durch seine knorpelige Grundlage in Stand gesetzt, Schwingungen leicht aufzunehmen, und so in seiner Substanz den festen Theilen des Schädels, ebenso wie dem Trommelfell zuzuführen. Als fester elastischer Körper wirft es die Schallwellen der Luft theilweise zurück, theilweise

Digitized by Google

werden sie von ihm aufgenommen, um sich gegen die Verbindungsstelle des mit Ohres dem Kopf fortzupflanzen. Man erinnere sich, daß ein Stab, senkrecht auf seine Länge gestoßen, den Stoß in der Richtung seiner Länge fortpflanzt, trotzdem daß die Erschütterung ursprünglich in einer hiemit rechtwinkeligen Direction geschehen ist. Bezeichnen wir die in der Längsrichtung nebeneinander gelegenen Theilchen mit $a\,b\,c$ ꝛc., die in der queren Richtung unter einander gelegenen mit $a'\,b'\,c'$ ꝛc., so wird zunächst der Stoß auf a dieses zum Ausweichen nach b' zwingen, was aber nicht geschehen kann, ohne daß zugleich das Theilchen b in demselben Sinn, also gegen c', fortbewegt wird, was wiederum nicht geschehen kann, ohne daß c eine Bewegung in demselben Sinn bekommt wie a und b, so daß also nach und nach alle Theilchen $b\,c\,d$ u. s. f. an der in a angeregten Bewegung und zwar in gleichem Sinne participiren, wodurch demnach die Stoßwelle in longitudinaler Richtung fortzuschreiten gezwungen wird, während sie gleichzeitig in der Richtung der Querachse fortgeht. Je kürzer die letztere ist, um so früher wird natürlich dieser Bewegung eine Gränze gesetzt.

Ebenso geschieht dies in Platten, also auch in dem äußeren, eine solche Platte darstellenden Ohr, welches nur vermöge seiner, unter verschiedenen Winkeln über dieser idealen Fläche hervorstehenden Erhabenheiten, noch weitere Vortheile darbietet. Bei seiner eigenthümlichen Gestaltung wird jede das Ohr treffende Luftwelle, mag ihre Richtung sein, welche sie will, in der verschiedensten Weise reflectirt, wobei Durchkreuzungen der Wellen entstehen, welche wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle Verstärkungen des Tones durch Aufeinanderfallen von Wellenbergen oder Thälern herbeiführen werden, eben weil vermöge der Neigung und Krümmung der einzelnen Theile die Wege der reflectirten Wellen, welche zur Durchkreuzung von den verschiedensten Seiten her gebracht werden, so verschieden lang sind. Diese Verstärkung trifft zunächst den Theil der Schallwellen, welcher, ohne sich in der Substanz des Ohres fortzupflanzen, von ihm vielmehr zurückgeworfen wird.

Was nun aber weiter die Wellen anbetrifft, welche in dem äußeren Ohr selbst sich weiter verbreiten, so ist für diese Weiterverbreitung im Allgemeinen die Form des Ohres gleichgültig; denn wie wir oben sahen, werden eben alle Theilchen desselben, wie ihre gegenseitige Lagerung auch sein möge, in der Richtung des ursprünglichen Stoßes fortgerissen, allein die Intensität, mit welcher dieses geschieht, wird natürlich weiter abhängig sein von der Größe der Excursion, zu welcher die erst getroffenen Theilchen durch den Stoß gebracht werden, was weiter außer von der Stärke des Stoßes auch noch von der Richtung bedingt ist, in welcher der Stoß wirkt. Der größte Effect wird offenbar dadurch erzeugt, daß der Stoß den in Schwingung zu versetzenden Körper rechtwinkelig trifft. Nun wird eben die Form des menschlichen Ohres sehr geeignet sein, irgend eine Schallwelle auf irgend einen Punkt ihrer vielfach gekrümmten Fläche normal auffallen zu lassen, und so dem Trommelfell und den Kopfknochen möglichst ungeschwächt zu übergeben, zugleich werden die einmal auf die Ohrmuschel übergegangenen Wellen, indem sie den Raum dieses Körpers durchlaufen, an seinen Gränzen zurückgeworfen, und müssen sich mit den von einem bestimmten Punkt ausgehenden dicht hinter einander folgenden Schallwellen öfter kreuzen. Diese Kreuzungspunkte müssen regelmäßig liegen; die Kreuzung selbst muß sich regelmäßig wiederholen, so lange die nachfolgenden Wellen denselben Verlauf nehmen, wie die vorausgegangenen, und von ein und demselben Ton herrühren. Dabei gehen diejenigen Theilchen der Ohrmuschel,

Digitized by Google

welche in den Punkten der vollkommensten Kreuzung liegen, in regelmäßigen Intervallen aus dem Zustand größtmöglicher Verdünnung in den der größten Verdichtung über, und zwar so, daß die Zeit zwischen diesen beiden extremen Molecularveränderungen genau dem Intervall zwischen den gleichen Zuständen des tönenden Körpers entspricht, wobei jedoch die Excursion der schwingenden Theilchen niemals ganz so groß ist als in dem letzteren, in demselben Moment aber auch aufhört, in welchem von dem tonerzeugenden Körper keine Schwingungen mehr ausgehen[1]).

Es bedarf keiner Erwähnung, daß auf diese Weise die Schallwellen in günstigen Fällen mit sehr geringer Verminderung ihrer ursprünglichen Elongation aus erster Hand dem Trommelfell zugeführt werden, wodurch der Nachtheil der Zerstreuung, welche die Wellen an der festgefügten Uebergangsstelle des knöchernen Gehörgangs in die übrigen Schädelknochen erfahren müssen, offenbar möglichst compensirt ist.

Wie das flache Ohr des Menschen und mancher Thiere geeignet ist, die Schallwellen in sehr großer Breite aufzunehmen, so wirkt das konische Ohr vieler anderer Thiere außerdem noch wie ein Höhrrohr durch Condensation der Luftwellen in der Richtung der Achse des Kegels, wobei zugleich eine stärkere Schwingung der knorpeligen Grundlage des Organs und also auch hier eine Resonanz dieser festen Theile entstehen kann. Der Muskelapparat des Ohres vermag vielleicht die Aufnahme und das Resoniren von Schwingungen in mancher Beziehung zu erleichtern[2]), indem er die Spannungsgrade der ganzen Muschel verändern kann.

Schließlich haben wir auch noch den Nutzen des Winkels zu betrachten, unter welchem das Ohr an dem Kopf angeheftet ist. Buchanan hält einen Anheftungswinkel von 25 — 45° für den günstigsten. Bei weniger als 15° wäre die Schärfe des Auffassungsvermögens der Schallwellen merklich geschwächt. Diese Annahme setzt voraus, daß durch die Form der reflectirenden Flächen der Ohrmuschel die Schallwellen dem äußeren Gehörgange könnten direct zugeführt werden, was jedoch, wie früher bemerkt, nicht in so hohem Grade stattfindet als diese Theorie voraussetzt. Factum ist, daß die Auffassung eines Schalles um so deutlicher sein wird, je mehr die Direction seiner Wellen senkrecht auf der auffangenden Fläche steht; je größer diese ist, desto intensiver wird natürlich die Wirkung des Stoßes der Welle sein. Für alle Töne, welche gerade vor uns entstehen, ist die gewöhnliche Stellung der Ohrmuschel im Allgemeinen die ungünstigste, wird dagegen günstiger in dem Maaß, als der Anheftungswinkel irgendwie vergrößert ist. Für seitlich entstehende Töne dagegen ist ein kleiner Winkel geeigneter, für noch mehr nach hinten gelegene Schallquellen ist eine noch größere Reduction dieses Winkels passend. Für alle Richtungen des Schalles ist durchaus nicht etwa gerade dieser oder jener Winkel der geeignetste, sondern eben für je eine Richtung ein bestimmter Winkel, bei welchem eine möglichst große Fläche rechtwinkelig von den Schallstrahlen getroffen wird. Deßhalb gewährt es auch, im Falle ein Schall gerade vor uns entsteht, denselben Vortheil, wenn wir durch einen Druck von hinten ohne weitere Veränderung der Ohrform den Winkel vergrößern, oder wenn wir gleichzeitig durch Dehnen die Gestalt der ganzen Ohrmuschel verändern. Man sieht dabei, daß es nur auf

[1]) Weber l. c. pag. 537.
[2]) Linke l. c. I. 448.

Digitized by Google

die rechtwinkelige Opposition einer möglichst großen Fläche des Ohres ankommt.

Die Gehörknöchelchen

bestehen bei dem Menschen bekanntlich aus drei in verschiedenen Richtungen gegen einander geneigten articulirten Knöchelchen. So weit diese Gebilde als Conductoren des Schalles wirken, haben wir sie schon früher betrachtet. Sie vermitteln aber zugleich auch Resonanz, und zwar die beiden Arten derselben; daraus läßt sich nicht allein ihr Nutzen im Allgemeinen, sondern auch der Zweck gewisser constanter Formen erkennen. Es ist ein physikalischer Satz, daß die Mittheilung der Schallwellen von einem Medium zum anderen begünstigt wird, wenn die schwingende Fläche überhaupt die in Schwingung versetzten Massen sehr groß sind [1]). Es läßt sich aber auch zeigen, daß schon kleinere Unterschiede der Größe sich berührender Flächen einen merklichen Einfluß in dieser Beziehung haben. Stemmt man nämlich auf eine Tischplatte einen cylindrischen ca. 3‴ dicken Stab, und setzt die schwingende Stimmgabel auf das obere Ende, so vernimmt man den Ton eben so gut, als wenn man die letztere unmittelbar auf die Tischplatte aufstemmt. Wird auf den ersten Stab ein zweiter gesetzt, so ist es nicht gleichgültig, ob die Berührungsfläche mit dem ersteren von gleicher Größe oder kleiner ist. Spitzt man das untere Ende zu, so daß der Durchmesser hier etwa nur $\frac{1}{2}$‴ groß ist, und wiederholt den Versuch, so findet man eine beträchtliche Abnahme der Intensität des Schalles: die Mittheilung der Schwingung ist demnach um ein sehr Merkliches verringert. Wenden wir dies auf die Gehörknöchelchen an, so ergiebt sich, daß die Articulation von Hammer und Amboß günstigere Bedingungen für die Mittheilung der Schwingungen des Einen zum Anderen stellt, als die Articulation von Amboß und Steigbügel.

Es muß hierauf etwas ankommen, denn so genau auch die Gelenkflächen einander anliegen mögen, so bilden diese Körperchen eben doch kein Continuum. In ihrer Lage sind sie weiter noch durch Sehnen gehalten, welchen natürlich die Schwingungen weniger leicht mitgetheilt werden können, durch welche sie also auch nicht so leicht zu den Wandungen der Trommel direct fortschreiten, als vielmehr die Reihe der Gehörknöchelchen entlang zunächst verlaufen. Da diese begränzte Körper darstellen, so wird es in ihnen nothwendig auch zu einer Resonanz der zweiten Art kommen können; ja auf diese Reflexion der Wellen im Körper eines solchen Knöchelchens scheint es bei der Construction des Steigbügels vor allem abgesehen zu sein.

Wir haben früher auseinandergesetzt, wie die Form von Hammer und Amboß bestimmt ist durch die Form der Trommel, worin wir den Schlüssel für die Erklärung der großen Mannigfaltigkeit in der Form dieser Theile fanden. Auffallend ist, der Verschiedenartigkeit derselben entgegengesetzt, die Uebereinstimmung in der Form des Steigbügels bei allen Säugethieren, welche sich auch mit der Columella der Vögel und Eidechsen in Beziehung setzen läßt. Auch finden wir in der Columella einiger Vögel eine Andeutung der Steigbügelform. Während bei den meisten Vögeln der Stiel der Columella auf der Mitte der Scheibe aufsitzt, ohne vorher anzuschwellen, erweitert sich bei einigen z. B. Colymbus cristatus dieses untere Ende kegelförmig, bei anderen ist dieser Kegel durchbrochen wie bei dem Geierkönig

[1]) Weber a. a. O. p. 533.

Digitized by Google

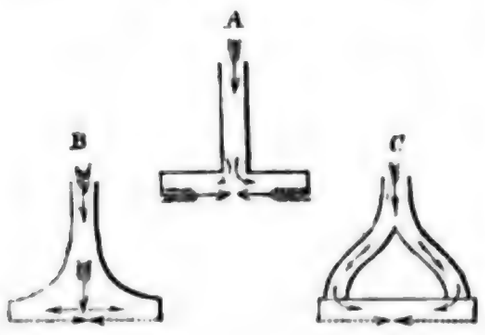
und Strix Bubo, wo sich die Markhöhle dieses Knochens nach außen öffnet. Bei Anas Olor ist die Form eines Steigbügels noch deutlicher. Umgekehrt findet man auch bei Säugethieren Steigbügel, welche der Columella ähnlicher sind, wie bei Ornitorhynchus elegans und Halmaturus elegans.

Ueberlegt man die Aufgabe, welche der Steigbügel zuletzt zu erfüllen hat, so ist es offenbar die, mittelst einer gewissen Fläche, nämlich entsprechend der Oeffnung des ovalen Fensters, die Schwingungen dem Labyrinthwasser mitzutheilen. Die Mittheilung wird weiter entsprechend der Größe dieser Fläche hier wie überall, wo es sich um die Mittheilung der Schwingungen eines Medii auf ein zweites handelt, begünstigt. Dies geschieht denn auch mittelst des Fußtrittes des Steigbügels, so weit es nur immer die Größe des ovalen Fensters zuläßt. Man weiß weiter, daß sich in einem gleichartigen Medium der Schall von einem Punkte aus überall hin verbreitet, daß aber dennoch die Intensität in der Richtung des ursprünglichen Stoßes am größten bleibt. Nun scheint dafür gesorgt zu sein, daß in allen Fällen die Schwingung concentrirt und am meisten verstärkt in der Richtung der kleineren Achse des Vorhofes fortschreite. Es giebt nämlich keine einzige Form des Steigbügels, welche eine einfache excentrische Anfügung eines Schenkels an dem Fußtritt oder des Stieles an der Basis der Columella zeigte, sondern immer sind es zwei einander diametral gegenüber stehende Schenkel des Steigbügels, oder eine kreisförmige Berührungslinie von Stiel und Basis der Columella, oder der Stiel ist auf dem Centrum derselben aufgepflanzt. Alle diese einzelnen Anordnungen leisten den gleichen Dienst, nämlich durch Reflexion der Wellen das Maximum der Schwingung in das Centrum der Scheibe zu legen und von da in die Achse des Vorhofs fortzupflanzen.

Versinnlichen wir uns schematisch die drei Modificationen, so sehen wir in der häufigeren Form der Columella die Schwingungen entlang des Stieles sich fortpflanzen; dann treffen sie die Mitte der Basis und schreiten von dort aus nach allen Richtungen der Peripherie derselben weiter, werden daselbst reflectirt, und durchkreuzen sich mit den neuen und schon zurückgeworfenen (Fig. 72 *A*). Dadurch entstehen Maxima der Schwingungen in dem Mittelpunkt, wenn die Basis kreisrund ist, oder bei elliptischer Form derselben in den beiden freilich einander sehr nah gelegenen Brennpunkten.

Bei der zweiten Modification mit kegelförmigem Aufsatz auf der Basis der Columella (Fig. 72 *B*) werden alle von der Peripherie aus in die Basis fortgepflanzten Wellen zu mehrfacher Kreuzung an derselben Stelle gebracht, wie bei der ersten Anordnung.

Fig. 72.



Die dritte Modification: Steigbügel mit zwei Schenkeln, wird ebenfalls den Dienst leisten, durch mehrfache Reflexion die Maxima der Schwingungen auf die Mitte des Fußtrittes fallen zu lassen (Fig. 72 *C*).

Die Knochenmassen

des Gehörorgans selbst können eben so wie die des übrigen Schädels Schwingungen der Luft in gewissen Fällen leicht mitgetheilt bekommen, und durch Resonanz der zweiten Art verstärken. Für den ersten Fall wird es haupt-

Digitized by Google

sächlich auf den tongebenden Körper ankommen, ob die Mittheilung vollkommener oder unvollkommener ist, so z. B. versetzen tönende Platten die Kopfknochen leichter in Schwingungen als Streifen, und diese wieder als fadenförmige Körper. Je schneller ferner die Succession der einzelnen Stöße, je höher also die Töne, um so vollkommener ist ebenfalls die Mittheilung.

Die Möglichkeit einer Resonanz der zweiten Art brauchen wir für die begränzten festen Kopfknochen nicht mehr weiter zu beweisen; nur haben wir hier die Verhältnisse der Knochenwände der Trommel zu den Gehörknöchelchen und Membranen in dieser Beziehung schließlich zu würdigen. J. Müller[1]), stellte zuerst den Satz auf, daß die Hauptaufgabe der Gehörknöchelchen eine Concentration der Schwingungen auf ihrer Bahn sei, auf welcher sie eben so ungeschwächt durch Zerstreuung fortschritten, wie in der Luft eines Communicationsrohres. Dem gegenüber steht eine Aeßerung Valentin's[2]), welcher sagt: »die in den Gehörknöchelchen hinlaufenden Erschütterungen theilen sich so sehr als möglich der Luft, welche die Paukenhöhle einschließt, mit. Größere Gehörknöchelchen müssen in dieser Hinsicht eine ausgedehntere Uebertragungsfläche darbieten.«

Bei dem letzteren Theil dieses Satzes hatte Valentin offenbar das physikalische Gesetz im Sinn, welches wir vorhin mitgetheilt haben, und welches sich auf die Summe der gleichzeitig einem Stoß ausgesetzten Lufttheilchen bezieht. Gleichwohl wird Müller's Ausspruch so weit unangreifbar sein, daß man mit ihm behaupten darf: Die Erschütterungen, welche auch bei noch so großen Gehörknöchelchen von diesen aus der Luft der Paukenhöhle mitgetheilt werden, sind gegen diejenigen, welche in ihrer eignen Bahn fortschreiten, verschwindend klein. Gleichwohl aber können die Schallwellen der Gehörknöchelchen in die Luft der Trommel übergeführt und hier durch Resonanz sehr verstärkt werden, aber nicht direct, sondern auf einem Umweg, nämlich durch die Wände der Trommelhöhle.

Ich will zuerst das Experiment anführen, worauf ich diesen Ausspruch gründen zu dürfen glaube.

Stemmt man in einem sogenannten Kelchglas ein Stäbchen auf den Boden des auf der Tischplatte stehenden Gefäßes, und setzt auf das obere Ende des Stäbchens eine tönende Stimmgabel auf, so vernimmt man ihren Ton viel deutlicher, als wenn sie direct auf die Tischplatte aufgesetzt wird. Offenbar ist der Ton im ersteren Fall verstärkt durch die Resonanz des Luftraumes im Glase. Aendert man nun den Versuch dahin ab, daß man eine mit einem Loche versehene Membran über den Kelch des Glases spannt, das Stäbchen durch das Loch gehen läßt, ohne daß dieses die Ränder des Loches selbst und den Boden des Kelches berührt, so tönt die Stimmgabel eben so laut, mag sie auf dem Stäbchen aufgesetzt oder frei in der Luft gehalten werden. Die Verstärkung des Tones kann daher in jenem Fall nicht von den Wellen herrühren, welche von dem Stäbchen aus der Luft des Kelches mitgetheilt und von den Wandungen desselben zurückgeworfen worden sind. Sobald das Stäbchen während des Tönens der Stimmgabel die Membran an dem Rande des Loches berührt, wird der Ton wieder sehr stark. Dann ist es auch gleichgültig, wie groß das Stück des Stäbchens ist, welches im Inneren des Kelches sich befindet; weiter ist es gleichgültig, ob das Ende desselben in eine breite Platte ausläuft oder nicht.

---

[1]) Physiol. II. 429.
[2]) Valent. Physiol. d. Menschen 1847. Bd. II. §. 3992.

Digitized by Google

Der Gang der Wellen wäre demnach folgender: direct vom Trommelfell an die Gehörknöchelchen und die Schädelknochen an der Peripherie der Membran; durch Reflexion werden viele Wellen von der Begränzung des Trommelfelles wieder gegen dessen Mitte zurückgeworfen, wodurch also die Schwingungsmaxima der Insertion des Hammers zugelenkt werden. Die Wellen aber, welche der Knochenhöhle der Pauke auf diese Weise zugeführt sind, verbleiben nicht vollständig in den Kopfknochen, sondern zerstreuen sich auch in der Luft der Trommel, wodurch sie aufs Neue durch vielfache Reflexion verstärkt werden können. Der Hauptstoß wird dabei jedoch immer in der Richtung der Gehörknöchelchen fortgehen, den membranösen Saum des ovalen Fensters treffen, und von dort aufs Neue den Wandungen der Pauke entlang wieder zur Luft der Trommel gelangen. Denn der Ton wird intensiver, wenn das Stäbchen, auf welches die Stimmgabel gestemmt ist, durch die eine Membran einer Röhre gesteckt und gleichzeitig in Berührung mit einer zweiten das entgegengesetzte Ende der Röhre verschließenden Membran gebracht wird, während der Rand der Röhre auf die Tischplatte angedrückt ist.

C. Die Correctionsmittel.

Jeder empfindende und Sinnes-Nerv hat eine gewisse Breite der Reizbarkeit, innerhalb welcher seine Erregung mit einem wohlthuenden Gefühl verbunden ist.

Ueber diese Gränze hinaus wird die Erregung durch bloße quantitative Steigerung schmerzhaft. Das Licht, die Wärme, alle dem Organismus sonst zweckdienliche Agentien, unter deren Einfluß die Nerven belebt werden, können, wenn sie in höherem Grade einwirken, unmittelbar zum Tod der Nervensubstanz führen, dem die intensivsten Schmerzen vorausgehen.

Leise Berührung eines bloßgelegten Empfindungsnerven ruft die lebhaftesten Schmerzen hervor, während sie in den unversehrten Tastorganen nur eine sehr untergeordnete Empfindung erzeugt. Es kommt also nicht allein auf die Stärke des Reizes an sich an, sondern weiter auf die Art und Weise, *wie* der Nerv von dem Reize getroffen wird. Deßhalb finden wir auch an allen Nerven gewisse Schutzvorrichtungen, welche zumeist noch *vor* den eigentlichen Sinnesorganen gelagert sind. Ueber die Tastorgane breitet sich die Haut aus; vor dem Auge befinden sich die Lider; über dem Riechnerv liegt die Schleimhaut mit ihrem Secret.

Daneben finden wir hie und da *in* dem Sinnesorgan noch besondere Apparate, die Stärke des Reizes zu verringern oder einen Theil desselben abzuschneiden. So in dem Auge die bewegliche Iris und die Muskeln, welche den Augapfel aus der Richtung der zu grellen einfallenden Lichtstrahlen bringen können.

Bei dem Ohre müssen alle solche Vorkehrungen *in* das Organ selbst gelegt sein; denn alle Medien leiten den Schall; überall hin bringen die Erschütterungen, weßhalb denn auch die ganze Organisation dieses Sinnes auf die einfachste Form reducirt sein kann, wie sie z. B. das Gehörbläschen der Mollusken darstellt; ja vielleicht ist bei manchen Thieren nur ein Gehörnerv vorhanden, den Schwingungen preisgegeben, welche sich auch ohne alle weitere Vorkehrung durch den ganzen Thierkörper verbreiten.

Es wäre demnach eine irrige Vorstellung, wollte man annehmen, daß

der ganze Bau des Ohres darauf hinausginge, mit der absolut größten Intensität die Schallwellen dem Acusticus zuzuführen, als käme es bei dem Auge ebenfalls hauptsächlich darauf an, alle Lichtstrahlen recht grell und concentrirt auf die Netzhaut fallen zu lassen! Nicht die absolute Stärke und Intensität des Eindruckes ist es, welche durch die Apparate des Sinnes auf die Spitze getrieben werden soll, sondern die Hauptaufgabe eines jeden Sinneswerkzeuges, also auch des Gehörorganes, ist die zu große Intensität des äußeren, den Nerv erregenden Einflusses bis zu dem Grade zu schwächen, daß der Sinnesnerv in Erregungen versetzt wird, welche noch innerhalb der Breite gelegen sind, die ihm vermöge seiner Structur und Mischung gegönnt ist, und innerhalb welcher er auf den äußeren Einfluß reagiren kann, ohne in dem normalen Gange seiner mit dem allgemeinen Lebensproceß verbundenen Veränderungen gestört zu werden, gleichzeitig aber auch die zu geringe Intensität solcher Impulse zu steigern, welche dem allgemeinen Plane des Organismus zu Folge überhaupt noch zur Perception kommen sollen. Es muß also mit einem Wort das Sinnesorgan die äußeren Einflüsse der Reactionsfähigkeit des Nerven unmittelbar vor seiner Ausbreitung adäquat machen. Dies scheint jedoch im Widerspruch zu stehen mit der zweiten Anforderung, welche an das Sinnesorgan gestellt werden muß: die Unterschiede äußerer Einflüsse zur Wahrnehmung zu bringen. Dabei darf man nicht vergessen, daß es nicht darauf ankommt, die absoluten Differenzen, sondern nur die relativen aufzufassen, so daß also gleichsam nur die Sprossen der ganzen Leiter möglicher Sinneswahrnehmungen und möglicher äußerer Einflüsse ohne Veränderung ihrer Zahl näher aneinander gerückt werden. Denken wir uns den Acusticus ohne alle weitere Vorbereitung in dem Schläfenbein vergraben, so wird es keine einzige Schallwelle geben, bei welchen die Excursion der schwingenden Lufttheilchen eine genau gleiche der Nerventheilchen bedingte. Immer würde in diesem Fall die Elongation der Schwingungen in letzteren vermindert werden. Nun giebt es weiter offenbar eine Menge von Schall erzeugenden Stößen, welche viel zu schwach sind, als daß sie in die Knochensubstanz mit einer für den Nerven irgend wahrnehmbaren Stärke eindringen könnten. Daraus geht hervor, daß eigentlich kein Schall mit seiner ursprünglichen Intensität den Nerv treffen und in diesem genau entsprechende Schwingungen erzeugen kann, daß somit die Intensitäts-Scala der Schallempfindung (so weit sie abhängig ist von der Excursion schwingender Nerventheile) nie den absolut gleichen Werth haben kann mit der Intensitätsscala des vor dem Gehörorgan erregten Schalles. Hätte unser Ohr nur die vorhin angedeutete Einrichtung (einen Gehörnerv in der Knochenmasse eingebettet), so würde eine große Reihe von Schallen den Nerv gar nicht mehr in eine Empfindung hervorrufende Schwingung versetzen können. Deßhalb muß eine weitere Anordnung gleichzeitig bestehen, vermöge welcher die außerdem zu schwachen Stöße aufgenommen und verstärkt dem Acusticus zugeführt werden, und in welcher zugleich die Möglichkeit gelegen ist, willkürlich oder unwillkürlich den Einfluß der zu starken Schwingungen zu dämpfen.

Dies scheint die wahre Ursache der Anlage doppelter Leitung, der Zweck bei der Bildung von Schnecke und Bogengängen mit den zugehörigen weiteren Apparaten zu sein.

Innerhalb des Labyrinthes ist deßhalb durchaus keine Vorrichtung mehr angebracht, um den Schall zu dämpfen, denn alle Schwingungen, welche ihm durch die festen Theile des Schädels zugeführt werden, sind durch diese bereits schon bedeutend reducirt, und durch die Fenster gelangen bloß solche,

welche durch andere Theile des Gehörorganes bereits für die Reizempfänglichkeit des Nerven modificirt worden. Der ganze Bau des Labyrinthes deutet vielmehr darauf hin, eine letzte Condensation der Schallwellen in der Weise zu bedingen, daß die ganze Summe der empfindenden Nervenfasern möglichst gleichmäßig von jeder Welle getroffen werde, welche einmal, sei es auf diesem oder jenem Weg, in diesen innersten Theil des akustischen Apparates gekommen ist.

Der von Breschet zuerst beschriebene Muskel der Schnecke, welchem von Todd und Bowman[1]) die Function zugeschrieben wird, den Spannungsgrad der membranösen Zone des Spiralblattes den verschiedenen Schwingungen zu accomodiren, wie durch die Irisfasern die Oeffnung der Pupille den Lichtmengen entsprechend regulirt wird, ist in Beziehung auf seine muskulöse Natur mehr als problematisch[2]). Wir werden ihn später noch genauer kennen lernen, und erinnern hier nur daran, daß sich von ihm als einem organisch contraktilen Gewebe eine Hülfsleistung nur erwarten ließe erstens: wenn es sich um Modification längerer Tonreihen handelte, zweitens: wenn sich überhaupt beweisen ließe, daß Veränderungen des Spannungsgrades in diesem Organ von irgend welchem wesentlichen Einfluß wären. Müller's[3]) Versuche scheinen jedoch dieser Ansicht nicht das Wort zu reden. Wurde nämlich im Wasser zwischen das membranös geschlossene Ende der Pfeife und den in der Direction der Pfeife gehaltenen Conductor eine membranöse Scheidewand aufgestellt, so gieng der Schall durch die letztere mit gleicher Leichtigkeit, mochte eine gespannte oder eine schlaff herabhängende Membran zwischen Pfeife und Conductor befindlich gewesen sein.

Dieses Resultat findet seine volle Anwendung in unserem Fall, wenn man zunächst diejenigen Schallwellen berücksichtigt, welche durch das runde oder ovale Fenster dem Labyrinthwasser mitgetheilt werden. Anders könnte der Erfolg vielleicht sein, wenn man diejenigen Schwingungen berücksichtigt, welche unmittelbar von den festen Theilen des Schädels zu der knöchernen Schnecke und von dort auf das Spiralblatt übergehen.

Um dies zu untersuchen, wurde in die Wand einer hölzernen Wanne parallel mit deren Boden eine ½ □′ große Membran geklemmt, deren freies Ende an einem Stab mit ihrer ganzen Breite befestigt war, mittelst welches sie in verschiedene Spannungsgrade versetzt werden konnte. Als Schallquelle wurde eine auf den Rand der Wanne aufgesetzte tönende Stimmgabel benutzt, und der Ton dem verstopften Ohr mit dem Conductor zugeleitet, welcher bei allen Spannungsgraden der Membran auf dieser aufgesetzt blieb. Im schlaffen und gespannten Zustand blieb sich die Stärke des mit dem Conductor gehörten Tones vollkommen gleich. Auch bei Anwendung einer anderen Schallquelle, nämlich des mittelst einer Membran in das Wasser übergeleiteten Tones einer membranös verschlossenen Pfeife ohne Seitenlöcher, änderte sich das Resultat nicht. Ein Spannmuskel an dem Spiralblatte der Schnecke scheint also, den Ergebnissen dieser Versuche nach, sowohl für die von den Kopfknochen als von der Membran des runden Fensters her der Schnecke zugeleiteten Schwingungen ganz überflüssig.

Indem wir hier das ganze Labyrinth in seiner Verbindung mit den

[1]) The physiological anatomy and physiology of man by Todd and W. Bowman III. p. 80.
[2]) J. Kölliker in der Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. I. p. 55.
[3]) Physiologie II. p. 422.

Digitized by Google

Kopfknochen als einen Correctionsapparat für die an sich für den Nerv zu starken Schwingungen betrachten, haben wir schließlich noch einmal auf die Function seiner beiden wesentlichsten Theile, Schnecke und Bogengänge, zurückzukommen.

Daß Erschütterungen, welche sich einmal den Kopfknochen mitgetheilt haben, von diesen aus in beide fortgepflanzt werden, ist den allgemeinsten Leitungsgesetzen des Schalles nach nothwendig; daß sie von dem knöchernen Theil an das Wasser des Labyrinthes, welches Schnecke, Bogengänge und Vorhof erfüllt, übergehen, ist den erörterten Fortpflanzungsgesetzen zufolge ebenfalls gewiß.

Jeder Uebergang von einem Medium in ein zweites hat jedoch unvermeidlich eine Verminderung der Excursion der schwingenden Theilchen zur Folge. Je schneller der Uebergang von einem Medium in das andere ist, um so bedeutender wird die Schwächung des ursprünglichen Stoßes, die Verringerung der Elongation der Schwingung werden: je allmäliger, desto weniger wird dies der Fall sein. In dieser Beziehung finden wir die Bedingungen der ersten Art bei den Bogengängen, der zweiten Art bei der Schnecke. In den Bogengängen gränzt die elfenbeinharte Knochensubstanz der Gänge unmittelbar an die Perilymphe. In der Schnecke stößt die Nervenausbreitung unmittelbar an die festen Theile des Organes (an die Knochenmasse der Lamina spiralis ossea oder an die Lamina membranacea) und kann von da aus direkt die Schwingungen aufnehmen, während in den Bogengängen die Nervenausbreitung nie anders als von Schwingungen des Labyrinthwassers erregt werden kann: ein weiterer Grund, welcher zu der Weber'schen Annahme drängt, daß die Schnecke insbesondere zur Aufnahme der Schwingungen der Kopfknochen bestimmt sei. Die Schnecke compensirt also so viel als möglich die bei dem Uebergang von Luft an die festen Theile des Schädels unvermeidliche Schwächung des Schalles. Wir haben nun nur noch zu erklären, weßhalb die Schnecke gerade bei den in der Luft hörenden Thieren am entwickeltsten vorkommt, bei denen dagegen, welche ausschließlich oder hauptsächlich im Wasser hören, gar nicht gefunden wird. Es ist oben darauf hingewiesen worden, daß es bei der angenommenen und jetzt noch klarer gewordenen Function der Schnecke auffallend sei, daß sie da fehle, wo die Schallwellen ausschließlich zu den festen Theilen, und von da zum Nerv geleitet werden. Da der Uebergang der Schallwellen von Wasser zu festen Theilen und wieder zum Wasser (nämlich des Labyrinthes) viel mehr begünstigt ist, als der von Luft zu festen Theilen, so wird es wenige Schalle geben, welche zu schwach sind, um eine Tonempfindung in den im Wasser hörenden Thieren zu erzeugen, wenn nur überhaupt die Schwingung des tonerregenden Körpers so groß ist, daß dadurch Tonempfindung vermittelnde Erzitterungen des Gehörnerven entstehen können. Deßwegen kommt auch bei solchen Thieren der ganze akustische Apparat in Wegfall, welcher dazu bestimmt ist, den Uebergang auch schwacher Schwingungen des umgebenden Medium schließlich zu dem Gehörnerv zu erleichtern, nämlich Trommelfell und zugehörige Theile, eben weil diese Erleichterung hier nicht nöthig ist; es fehlt aber auch die Schnecke, weil durch ihren Mangel noch am ersten verhindert wird, daß allzustarke Erschütterungen den Nerv treffen, welche viel leichter zu dem Nerv dieser als der in Luft hörender Thiere einen Weg finden.

Nachdem wir auf solche Weise die Schnecke in einen gewissen Gegensatz zu den übrigen Theilen des Gehörorganes gesetzt haben, liegt uns ob, diese letzteren unter dem an die Spitze gestellten Gesichtspunkt zu betrachten,

Digitized by Google

und zu zeigen, wie erstens im Allgemeinen auch hier eine, wenn auch viel unbeträchtlichere Verminderung der Excursion schwingender Theilchen herbeigeführt, dann die Intensität im Verlauf durch weitere Apparate wieder zu dem Grade gesteigert wird, daß Tonempfindung vermittelnde Erzitterungen in dem Nerv entstehen können; wie dann zweitens Vorsorge getroffen ist, diesen eigentlich für feinere Schwingungen berechneten Apparat dem Andrang mächtigerer Wellen zu entziehen.

Bei der unumstößlichen Wahrheit des Satzes, daß sich der Schall in dem gleichartigen Medium am besten fortpflanzt, wird eine Verminderung der Elongation der Schwingungen überall da stattfinden müssen, wo diese Gleichartigkeit unterbrochen ist, also auch wo die Schallwellen der Luft auf eine Membran wie das Trommelfell treffen. Mag die Eigenschaft einer Membran der Aufnahme derselben noch so günstig sein: ohne Nebenbedingungen wird der Schall, wenn auch noch so wenig, doch gewiß geschwächt auf die Membran übergehen; stets aber wird die Schwingung eine viel geringere Beeinträchtigung auf diesem Wege erfahren, als bei dem Uebergang von der Luft auf Substanzen von größerer Dichtigkeit. Es werden also durch das Trommelfell noch immer Schwingungen den Weg zu dem Nerv finden, welche zu schwach sind, die Kopfknochen noch mit gehöriger Stärke zu durchdringen. Bei der unvermeidlichen Schwächung, welche der Schall im Moment des Ueberganges von Luft auf eine Membran im Allgemeinen erfährt, sind gerade für die an sich schon sehr schwachen Schallwellen weitere Apparate nothwendig, damit sie für den Gehörnerv nicht ganz verloren gehen. Solche Apparate sind: das verschiedenen Spannungsgraden unterwerfbare Trommelfell, in welchem zugleich durch Reflexion von den Rändern Verstärkung der Schwingungen erzielt werden kann, und alle diejenigen Theile des mittleren Ohres und äußeren Gehörganges, welche im Stande sind, unter günstigen Verhältnissen durch Resonanz die Schallwellen zu verstärken, wie wir das weitläufig auseinandergesetzt haben. Manche der inneren Vorgänge, welche im Ohr eingeleitet werden müssen, um diese oder jene Töne stärker zu vernehmen, fühlen wir z. B. bei dem Horchen; ähnlich wie wir die innere Anstrengung im Auge fühlen, wenn wir versuchen, einen imaginairen Punkt vor oder hinter einem wirklich gesehenen zu fixiren. Es verstreicht oft eine meßbare Zeit, bis wir die für den schwachen Schall richtige Adaption gefunden haben, welche wir dann willkürlich leicht festhalten können, sobald sie nur einmal gefunden worden: eine Erfahrung, welche sehr häufig gemacht und welche nur sehr gezwungen rein psychologisch erklärt werden kann, wenn man nämlich annimmt, daß diese Zeit zum Sammeln und Concentriren der Aufmerksamkeit nothwendig wäre. Es fragt sich jetzt natürlich weiter: wie mag diese Accommodation zu Stande gebracht werden? Aus dem, was oben über die Resonanz der Membranen bei gewissen Spannungsgraden gesagt worden, leuchtet ein, daß die Wirkung des Tensor tympani hauptsächlich hiemit in Verbindung zu setzen sei. Die Elongation *jeder* Schwingung wird in dem Maaß, als die Spannung der Membran zunimmt, bei dem Uebergang aus der Luft in dieselbe verringert; für hohe Töne tritt diese Schwächung aber viel später ein als für tiefe. An dem Punkt, an welchem die primären Schwingungen bereits eine solche Stärke erreicht haben, daß sie auch die Kopfknochen noch mit merklicher Intensität durchsetzen können, hört sicher, vielleicht auch ziemlich viel früher, die Möglichkeit auf, durch größere Spannung des Trommelfelles eine Verringerung der Excursion schwingender Theilchen herbeizuführen. Denn niemals

Digitized by Google

wird durch Spannung des Trommelfelles eine solche Dichtigkeit in dessen Masse erzeugt werden können, daß es in gleichem Maaß die Schallwellen zurückwürfe wie Knochensubstanz.

Es giebt auch hier Widerstandsgrößen äußeren Angriffen gegenüber, welche nicht zu überschreiten sind, wie an jedem anderen Organ. Dadurch ist eben die Möglichkeit einer Störung oder Zerstörung gegeben, welche in einem Theil oder dem ganzen Organismus durch unabwendbare äußere Einflüsse herbeigeführt werden kann.

Nicht also Verstärkung jedes ursprünglichen Schalles, nicht directe Vergrößerung derjenigen Elongation der schwingenden Theilchen, welche alle zum Ohr fortschreitenden Schallwellen haben, ist Aufgabe der Apparate, welche als Resonatoren betrachtet werden können, sondern nur Verstärkung der geschwächt in das mittlere Ohr tretenden Schwingungen kann im günstigsten Fall erzielt werden. Wollte man das Erstere voraussetzen, so würde man dem Nerv einen Torpor, eine sehr geringe Erregbarkeit zuschreiben, die er gewiß nicht besitzt, und man würde dabei die Hemmung ganz übersehen, welche doch eben so gewiß jede Schwingung bei dem Uebergang auch von Luft zur Membran erfährt. Dabei kann freilich die Excursion der schwingenden Lufttheilchen in der Trommelhöhle oder der Theilchen der Gehörknöchelchen in einzelnen Fällen stärker werden, als die der Lufttheilchen außerhalb des Gehörorganes, wenn nämlich durch geeignete Spannung des Trommelfelles die Dämpfung der an sich schon schwachen Schallwellen auf das Minimum reducirt worden. Eine solche Aufgabe ist den Apparaten des Ohres, aber nur in einzelnen Fällen, nämlich dann gestellt, wenn die Schwingungen der Luft einen so geringen Grad ihrer Elongation haben, daß sie auch in dem günstigsten in der Wirklichkeit nicht existirenden Fall der Mittheilung den Nerv nicht mehr in solche Erzitterungen versetzen können, welche von Schallempfindung begleitet wären, und es dennoch im allgemeinen Plan der Organisation begründet ist, diese zur Perception kommen zu lassen.

Auch hier liegt wieder eine Gränze, welche je nach der größeren oder geringeren Vollkommenheit des Organes abgesteckt ist, und nicht überschritten werden kann. Denn wir kennen eine große Reihe von Schwingungen, die wir theils mit anderen Sinnen wahrnehmen, theils theoretisch anzunehmen gezwungen sind, und welche niemals mittelst unseres Gehörorganes als Schall oder Ton aufgefaßt werden können.

Wir müssen uns bis jetzt begnügen, zu wissen, daß es solche Gränzen giebt; sie zu bestimmen, fehlt uns aber jedes empirische Maaß. Es müßte nämlich zu diesem Behuf für jeden Intensitätsgrad die Elongation der Schwingung *vor* dem Trommelfell, die Maxima und Minima der möglichen Excursionen des Trommelfelles, und endlich der Grad der Steigerung einer im mittleren Ohr verstärkten Schwingung bekannt sein, ganz abgesehen von der völlig unbestimmbaren Erregungsgränze des Acusticus.

Nachdem wir akustischen Experimenten und Gesetzen zu Folge von gewissen Apparaten des Gehörorganes eine Verstärkung an sich zu schwacher Schallwellen zu erwarten haben, so daß sie dem Gehörnerv noch Schwingungen mittheilen, welche eine Schallempfindung hervorrufen können, haben wir weiter zu untersuchen, wie dem Fortschreiten der für diese feinere Leitung zu intensiven Schallwellen Hemmungen entgegengesetzt werden können, um den Nerv auch von dieser Seite her vor allzuheftigen Bebungen zu bewahren.

Nach dem, was bereits über die Wirkung der Trommelfell-Spannung mitgetheilt worden ist, dürfen wir diese als ein wesentliches Mittel zur Däm-

Digitized by Google

pfung betrachten, und müssen deßhalb jetzt die Mittel untersuchen, durch welche diese Dämpfung regulirt wird, und suchen, ob dieses die einzige Vorkehrung zu diesem Zwecke ist.

Der Musc. tensor tympani, ein dünner schmaler Muskel, entspringt sehnig vom hinteren unteren Rand des großen Keilbeinflügels und von der oberen Wand des knorpeligen Theiles der Tuba Eustachii, und läuft durch einen theils knöchernen, theils häutigen Canal schräg rückwärts und auswärts zur Paukenhöhle. Seine lange, dünne Sehne, in welche er hier übergeht, schlingt sich von hinten und innen nach vorn und außen um den Processus cochlearis, und heftet sich an der inneren Fläche des Hammers, wo dessen Hals in den Handgriff übergeht, an. Der Griff des Hammers wird bei der Contraction dieses Muskels einwärts gegen den Grund der Paukenhöhle gezogen, wobei das fest mit dem Griff verflochtene Trommelfell dieselbe Bewegung machen muß. Dadurch wird es conver, nach innen gewölbt, stärker gespannt. Der Thätigkeit dieses Muskels steht keine antagonistische Wirkung eines zweiten gegenüber, denn die sogenannten Laratoren des Trommelfelles sind durchaus keine Muskeln. Nur der Tensor hat die willkürlichen Muskeln eigenthümlichen Querstreifen. Als die seiner Thätigkeit gegenüberstehende antagonistische Kraft ist allein die Elasticität des Trommelfelles und die Torsion des Processus folii anzusehen; diese gleicht jede, durch die Contraction des Muskels herbeigeführte Krümmung im Moment des Nachlasses und genau der Größe dieser Erschlaffung entsprechend, wieder aus. Hier muß zugleich auf die Membran des runden Fensters und den membranösen Saum des Steigbügels (Ligament. annulare baseos stapedis) Rücksicht genommen werden, insofern hier ähnliche Verhältnisse wiederkehren, wie bei dem Trommelfell. Wir wissen: mittelst des Conductors hören wir den Ton einer mit einem Stopfen versehenen und in Wasser mit dem so verstopften Ende tauchenden Pfeife bei weitem schlechter, als wenn statt des Stopfens eine Membran dieses Ende der Pfeife verschließt. Je straffer man diese Membran anspannt, desto mehr verwandelt man diesen Verschluß in einen dem ersteren ähnlichen und desto schwächer wird wieder der Schall. Ebenso wird es sich mit den Schwingungen verhalten, welche aus der Luft der Trommel in den membranösen Verschluß des runden Fensters übergehen. Der Saum um den Fußtritt des Steigbügels kann, auch den verschiedensten Spannungsgraden ausgesetzt, nicht das Geringste zur Veränderung der Schwingungsmittheilung vom Steigbügel her zu dem Labyrinthwasser beitragen.

Die Spannung dieses Saumes kann wohl durch einen eigenen Muskel erhöht werden, nämlich den M. stapedius, allein diese Spannung hat mit der Schallleitung durch das ovale Fenster zum Labyrinth gar nichts zu schaffen. Sehnig entspringt dieser Muskel am hinteren Ende der Eminentia pyramidalis, nahe am Canalis Fallopii. In einem Canälchen der ersteren ist seine eigentliche, mit Querfasern versehene Muskelsubstanz eingeschlossen, aus welchem er mit einer dünnen Sehne in die Paukenhöhle austritt. Diese Sehne schlägt sich um den abgerundeten Rand der Eminentia nach unten und vorn herum, und heftet sich sodann an die beiden Grübchen des Capitulum stapedis an. Zieht man diese Sehne in der Richtung, in welcher der Muskel wirkt, an, so wird das Köpfchen des Steigbügels nach hinten bewegt, und dadurch zugleich der hintere Theil seiner Basis rückwärts und tiefer in die Fenestra ovalis gedrückt, ohne daß sich jedoch (meinen Beobachtungen an mehreren ganz frischen Leichen zu Folge) dabei der vordere Theil der Basis aus dem Fenster erhöbe, vielmehr bildet dieses vordere Ende das Hypomochlion für

Digitized by Google

die Drehung der Steigbügelplatte. Versucht man, von dem Vorhof aus den Steigbügel aus dem Fenster etwas herauszudrücken, so gelingt dies leicht am hinteren Ende, am vorderen Ende aber nicht ohne Losreißung des membranösen Saumes an dieser Stelle.

Durch die Eustachi'sche Trompete steht das hinter den Fenstern befindliche Labyrinthwasser unter dem Druck der Atmosphäre. Eine Entfernung der Steigbügelplatte von der Flüssigkeit des Labyrinthes ist unmöglich; jeder Senkung und Hebung dieser Platte folgt genau das Labyrinthwasser. So bleiben also immer Wasser und feste Theile (Steigbügelplatte) in Contact, bei welchem Druck und Fläche in allen Fällen gleich groß bleibt. Es kann demnach an dieser Stelle die Art der Leitung, die Mittheilung der Schwingung des Steigbügels an das Labyrinthwasser nie geändert werden, was uns vollkommen zu obigem Ausspruch berechtigt.

Der Steigbügelmuskel ist dagegen ein Tensor membranae tympani secundariae und gleichzeitig ein Hülfsmuskel für den Tensor tympani.

Er ist ein Spanner der Membran des runden Fensters; denn indem er den Steigbügel in die Fenestra ovalis drückt, wird vor diesem her die unelastische Flüssigkeit gedrängt, und treibt ihrerseits jene Membran vor, so daß diese etwas conver in den Vorhof hineinragt, was nicht ohne eine Zunahme ihrer Spannung geschehen kann.

Er ist zweitens ein Hülfsmuskel für den Tensor tympani, wie auch dieser die Wirkung jenes unterstützen kann, denn man kann an dem Cadaver durch Anspannung des Musc. stapedius den Hammergriff in demselben Sinne bewegen, in welchem er von dem Tensor tympani bewegt wird. Ebenso ist es durch die Vertheilung der Hebelkräfte auf die einzelnen Theile der Gehörknöchelchen möglich, mittelst Anspannen des Tensor tympani den Steigbügel ebenso in das ovale Fenster zu drücken, wie wenn man den Musc. stapedius anzöge.

Daraus geht hervor, daß jeder der beiden Muskeln für sich erstens die Membran des runden Fensters spannen kann und daß durch gleichzeitiges Zusammenwirken beider diese Spannung erhöht werden wird, daß ferner die Spannung dieser Membran mit der Spannung der anderen annähernd gleichen Schritt halten muß. Gleichwol ist es nicht gleichgültig, durch welchen Muskel es geschieht. Contrahirt sich der Stapedius allein, so bleibt, ohne daß die Membran des runden Fensters an ihrer Spannung verliert, das Trommelfell dem Einfluß der Schwingungen mehr exponirt, indem eben der nicht contrahirte Tensor tympani keinen Widerstand leistet. Ist dieser dagegen allein contrahirt, so bleibt wohl auch die Spannung der Membran des runden Fensters, zugleich aber ist die Excursion des Trommelfells wegen der günstigen Verhältnisse der Muskel-Insertion an dem Handgriff des Hammers bei weitem mehr gehindert.

Um den Zweck dieses doppelten Mechanismus der Dämpfung übrigens noch besser zu übersehen, wollen wir den eigentlichen Nutzen der Membrana tympani secundaria an dem runden Fenster zuerst jetzt ins Auge fassen. Hyrtl hat schon auf die Neigung dieser Oeffnung aufmerksam gemacht und, auf die Untersuchung einer so großen Anzahl von Gehörorganen gestützt, die Vermuthung ausgesprochen, daß es gerade darauf abgesehen scheint, die Schallwellen der Luft in der Trommel von diesem Fenster möglichst abzuwenden[1]). Absolut ist dies bei

[1]) Hyrtl, l. c. p. 50.

Digitized by Google

dem kugelförmigen Fortschreiten der Wellen nicht möglich. Da sich jedoch die Wellen eben in der Richtung des ursprünglichen Stoßes am intensivsten fortpflanzen, so kann durch die Neigung des runden Fensters dessen Membran wenigstens aus dieser Linie gerückt, und so dem Einfluß der stärksten Wellen entzogen sein.

Schon daraus sieht man, daß dieser Weg der Schallleitung sehr ungünstig ist, weil diese Oeffnung durch ihre Neigung vor dem Andrang der Wellen überhaupt geschützt bleibt. Da aber hinter ihr eine unelastische Flüssigkeit steht, in welche sich die Schwingungen der Gehörknöchelchen fortpflanzen sollen, so muß besonders, um stärkere Schwingungen in dem Labyrinthwasser möglich zu machen und die der Gehörknöchelchen nicht zu stören, ein elastischer Verschluß des runden Fensters vorhanden sein. Diese Gegenöffnung des ovalen Fensters ist also eine nothwendige Folge der physikalischen Eigenschaft des Labyrinthwassers. Bei der Art und Weise, wie sich in der Luft der Trommelhöhle die Schallwelle ausbreitet, wird es unvermeidlich sein, daß die Membran des runden Fensters trotz ihrer ungünstigen Neigung doch von ihr getroffen wird. Damit nun auch noch die Intensität dieser Schwingungen weiter verringert werden könne, ist diese Membran verschiedener Spannung fähig, mit deren Zunahme natürlich die Intensität der aufgenommenen Stöße abnimmt.

So werden also folgende gleichzeitige Zustände in den Membranen des mittleren Ohres möglich:

1) Spannung der Membr. tympan. secund. durch die Contraction des Musculus stapedius, ohne Spannung des Trommelfells durch den Tensor tympani.

2) Mittlerer Grad der Spannung des Trommelfells durch extreme Wirkung des Steigbügelmuskels und höchster Grad der Spannung der Membran des runden Fensters, eben dadurch.

3) Höherer Grad der Spannung des Trommelfells durch den Tensor tympani, ohne bedeutende Spannung der anderen Membran bei Erschlaffung der Steigbügelmuskels.

4) Extremer Grad der Spannung in beiden Membranen in Folge gleichzeitiger Thätigkeit des Tensor tympani und stapedius.

Wird im letzten Fall ein möglichst hoher Grad der Dämpfung der Schallwellen vor und hinter dem Trommelfell erzielt, so trifft diese Dämpfung im dritten Fall mehr die Schallwellen vor als hinter dem Trommelfell, im zweiten hauptsächlich die in der Trommelhöhle, im ersten die letzteren ausschließlich. Daraus geht hervor, daß schon durch die bloßen Spannungsverschiedenheiten der Membranen viele Variationen der Dämpfung gegeben sind, die Intensität der dem Nerv zuletzt zugeführten Erschütterungen dadurch also mannigfach variirt werden kann.

Es sind aber noch andere Methoden der größeren oder geringeren Dämpfung bei der Anordnung dieser Theile denkbar. Bemerkenswerth scheint nämlich bei dem Menschen und vielen Säugethieren die Möglichkeit einer Drehung der Steigbügelplatte um ihr eines Ende. Bedenkt man, daß die Fortpflanzung einer Schwingung in der Richtung des ursprünglichen Stoßes am intensivsten ist, so kann durch solche Verrückungen der Steigbügelplatte der Schwingung eine Veränderung ihrer Richtung gegeben, und dadurch bald eine größere, bald eine geringere Summe von Nervenfäden in dem Labyrinth der Wirkung der Erschütterung unmittelbarer ausgesetzt werden.

Endlich ist die Form der Gelenkflächen ebenfalls nicht ohne Bedeutung.

Digitized by

Es sind dieselben nicht genau cylindrisch; die Summe der sich berührenden Punkte beider Flächen muß mit der Thätigkeit der Muskeln der Gehörknöchelchen wechseln. Geschieht dies, so wird der Schall in dem Maaß an Intensität verlieren, als die Summe der sich berührenden Punkte vermindert wird.

Ich muß mich hier noch einmal davor verwahren, als überschätzte ich die Größe und Häufigkeit der transversalen Schwingungen des Trommelfelles, was man vielleicht aus einigen zuletzt gethanen Aeußerungen schließen könnte. So verhältnißmäßig selten sie auch vorkommen mögen, so kann ihr Entstehen nicht geläugnet und ihr Vorkommen bei gewissen Wellen nicht in Abrede gestellt werden. Im Früheren wurde bereits dargethan, in welchen Fällen allein eine transversale Schwingung entstehen kann; hier müssen wir auf die Correction gerade dieser Schwingungen hinweisen, welche für die Erregung einer Schallempfindung bei weitem werthloser und gleichgültiger sind als die Verdichtungswellen, auf welche zuletzt im Labyrinthwasser alle mit geeigneter Stärke dorthin gelangende Impulse reducirt werden müssen; und welche zweitens nicht allein gleichgültig, sondern auch schädlich werden können, indem bei der Heftigkeit der Schwingung, welche sie voraussetzen, Stöße auf die nicht comprimirbare, wohl aber verschiebbare Flüssigkeitssäule des Labyrinthes ausgeübt würden, die mit Zerreißung des membranösen Verschlusses der Fenster im extremen Fall endigen könnten.

Die wichtigste Vorrichtung für die Hemmung der Trommelfellschwingung in transversaler Richtung liegt in der Befestigungsweise des Hammers.

In einer Spalte der mittleren Schicht des Trommelfelles ist der Hammergriff hineingeschoben, und seine Befestigung in demselben ragt sehr häufig weit über die Mitte des Trommelfelles herab. Dadurch aber allein könnte die Transversalschwingung doch nur sehr wenig beeinträchtigt werden. Wol kann ich die Schwingung des Felles einer Pauke oder Trommel sehr schwächen, wenn ich ein Stäbchen fest auf das Fell *aufdrücke*, wenig dagegen, wenn ich dasselbe darauf aufgeleimt habe, wodurch es nur gezwungen wird, den Schwingungen des Felles zu folgen. Steht nun dieses Stäbchen in einer sehr beweglichen Verbindung mit einem zweiten, welches seinerseits fixirt ist, so wird es von dem Umfang der Beweglichkeit solcher Verbindung abhängen, in welchem Grade die Excursion des Felles gehemmt ist. Nun ist aber der Hammer, dieser Dämpfer des Trommelfelles, wirklich ziemlich fest aufgesetzt, weniger durch die Reihe beweglich verbundener Gehörknöchelchen, als vielmehr durch den Processus folii, welcher mit den Paukenknochen verwachsen ist. Dieser würde bei dem Hin- und Herschwingen des Trommelfelles der Stütz- oder Drehungs-Punkt sein, indem der Hammer die Bewegung eines zweiarmigen Hebels hätte. Schwingt der Griff nach innen, so müßte der Kopf nach außen gehen, wobei der Processus folii eine mit der Schwingungsgröße des Griffes wachsende Torsion erlitte[1]).

Weiter ist schon die Stellung des Trommelfelles derartigen Schwingungen ungünstig, denn nie steht es senkrecht zur Achse des äußeren Gehörganges, ja hie und da mit ihr fast gleichgerichtet.

Man könnte glauben, daß dadurch schon hinreichend das innere Ohr vor solchen Schwingungen bewahrt sei. Gleichwohl aber glaube ich die Articulation als eine weitere Hülfsvorrichtung in dieser Beziehung ansehen und

[1]) Hyrtl, a. a. O. p. 97.

Digitized by Google

die Bemerkung J. Müller's gegen Hyrtl [1]) geltend machen zu müssen, daß nämlich die Nothwendigkeit einer gelenkigen Verbindung einzelner Knöchelchen, statt der Anlage eines einzigen ungegliederten Knochenstäbchens, nicht von der Gegenwart einer Muskulatur an ihnen abzuleiten sei, indem articulirte Knöchelchen ohne letztere ebenfalls vorkommen, nämlich bei den Fröschen. Hier hätte die Articulation gar keinen Sinn, wäre sie nicht eben für die Beugungswellen des Trommelfelles berechnet. Auf der anderen Seite beweist die vergleichende Anatomie, daß nicht unumgänglich nothwendig ein Zerfallen des knöchernen Schallleiters in gelenkig verbundene Stücke an die Gegenwart eines Muskels, welcher als Trommelfellspanner wirkt, gebunden ist; denn auch an die cartilaginösen Fortsätze der Columella des Vogels heftet sich ein vom Hinterhauptsbein entspringender Muskel [2]).

Schützen endlich dämpfende, auf der Außenseite des Trommelfells gelegene Medien, wie Federn, äußere Haut und Muskeln, Schuppen und dergl., oder die Kleinheit des Trommelfelles diese Membran vor dem Andrang zu heftiger Stöße, so wird die Einrichtung gegeneinander verschiebbarer Knöchelchen aufgegeben werden können. Ebenso kann die Muskulatur des Hammers entbehrt werden, wenn auf anderem Wege verschiedene Spannungsgrade des Trommelfelles sich beliebig hervorrufen lassen.

Bei dem Menschen ist die Möglichkeit gegeben, das Trommelfell mittelst Erweiterung und Verengerung des Brustkastens mehr oder weniger, ohne weiteres Zuthun des Tensor tympani, zu spannen, wenn man die Nase fest zuhält, und durch die Eustachi'sche Trompete die Luft der Trommelhöhle verdünnt oder verdichtet. Im ersteren Fall wird das Trommelfell convex nach innen, im zweiten convex nach außen gedrängt, immer aber stärker gespannt. Die Chelonier [3]) und Batrachier athmen aus Mangel an beweglichen Rippen bekanntlich ganz anders als die übrigen Thiere, nämlich so, daß sie die in dem Mund aufgenommene Luft bei willkürlich verschlossener Nasenöffnung in die Lunge pressen. In diesem willkürlichen Verschluß der Nase dieser Thiere liegt zugleich das Mittel, dem Trommelfell jeden beliebigen Grad der Spannung zu geben, dadurch daß bei verschlossener Nasenöffnung durch Contraction der Brust- und Bauchmuskeln die Luft verschieden stark in den Lungen, und damit zugleich auch in der Trommelhöhle comprimirt wird.

In gewisser Beziehung unterscheiden sich Beugungs- und Verdichtungswellen nur graduell. Bei beiden muß eine Bewegung der kleinsten Theilchen vorausgesetzt werden, welche im einen Fall in Entfernung und Näherung, im zweiten Fall in bloßer Verschiebung besteht. Die Bewegung der ersten Art ist viel schneller als die Bewegung der letzten [4]). Beide Bewegungen schließen ferner einander keineswegs aus. Findet nun in beiden Fällen eine Bewegung statt, so interessirte uns hier nur zu wissen, ob durch Verdichtungswellen ein so großer mechanischer Effect geleistet werden könne, als die Bewegung der Gehörknöchelchen verlangt. Daß durch die unsichtbare moleculare Bewegung bei Longitudinalschwingungen ein sichtbarer mechanischer Ef-

---

[1]) Hyrtl, a. a. O. p. 88.
[2]) Stannius, Lehrb. d. vergl. Anat. II. 294.
[3]) Ich finde bei der Columella der Chelonier keine Muskeln wie bei der der Vögel, jene aber z. B. bei der Landschildkröte von einer sehnigen Scheide umgeben, wodurch die massiveren Anfangs- und Endstücke und das gebrechlichere Mittelstück zusammengehalten werden, jedoch so, daß eine zickzackförmige Einknickung dieser drei Theile sehr leicht erfolgen kann.
[4]) Weber, Wellenlehre. p. 440 ff.

Digitized by Google

fect erzeugt werden kann, lehrt das Abfliegen des Sandes von Membranen, lehrt die Verschiebung und Gruppirung der Sandkörnchen auf der Länge nach geriebenen Glasröhren. Ist überhaupt eine solche weitere mechanische Wirkung so schwingender Körper möglich, so hängt es von der Beweglichkeit eben der mit ihnen in Contact befindlichen Körper ab, ob es wirklich zu einer Bewegung kommt oder nicht.

Ist nun auch an den Gehörknöchelchen vielleicht nie eine solche wahrnehmbar, so ist dies kein Beweis, daß sie überhaupt nie vorkommt, sondern eben nur, daß man sie nicht sieht. Für alle Bewegungen aber, welche zuletzt auf irgend welche Weise an dem Steigbügel erzeugt werden, ist durch dessen Anheftung bei dem Menschen eine sehr enge Gränze gesetzt: am einen Ende des Fußtrittes beträgt sie vom Niveau des ovalen Fensters nach rückwärts höchstens $^1/_4$ Linie, bei einzelnen Thiere ist sie geradezu Null, indem die Steigbügelplatte unverrückbar in das ovale Fenster eingekeilt ist.

Man sieht, daß es gar wenig die Absicht ist, eigentliche Erzitterungen des Steigbügels im ovalen Fenster zu gestatten, oder gar in bedeutenderem Umfang zu bezwecken. Die Verschiebungen der Flüssigkeitssäule des Labyrinthes würden aller Wahrscheinlichkeit nach viel zu schwach oder zu langsam und keineswegs congruent mit den Schallwellen sein, auf deren Perception doch die ganze Bildung des Gehörorganes hinzielt. Diejenigen Wellen dagegen, welche ein und dasselbe mit den von dem tönenden Körper ausgehenden und fortgepflanzten Stößen sind, werden die eigentlich Ton vermittelnden sein, und müssen das Labyrinthwasser nebst den darin ausgebreiteten Nerven mit der ganzen Stärke treffen, welche die Anordnung der festen dorthin gehenden Theile und die Leitungsgesetze durch die Medien vor dem Labyrinth gestatten. Die zweite Classe von Wellen (Beugungsschwingungen) sind nur eine dem fortgepflanzten Stoße nachfolgende Wirkung, daher von Weber secundäre Wellen genannt [1]), deren gleichzeitiges Vorhandensein mit den ersteren oder primären für die Perception des Schalles bei der Organisation des Gehörorganes vollkommen gleichgültig ist. Trotzdem aber verdienen sie eine Berücksichtigung, weil es möglich wäre, daß sie für die Regulirung der Stimmung des ganzen akustischen Apparates eine Bedeutung hätten, worauf wir sogleich zu sprechen kommen werden.

Bisher beschäftigten wir uns bloß mit den verschiedenen Intensitätsgraden des Schalles und suchten zu beweisen, daß durch mancherlei Vorrichtungen des Gehörorganes nicht sowohl die absolute Intensitäts-Scala der äußeren Impulse, sondern eine dem Perceptionsvermögen des Nerv entsprechende, der ersteren also nur proportionale den Fasern des Acusticus zugeführt werden solle.

Die zweite wesentliche Aufgabe unseres Organes ist aber zugleich, alle übrigen Qualitäten des Schalles in ihren Abstufungen zur Wahrnehmung zu bringen, und es muß zuerst entschieden werden, ob auch in dieser Beziehung bloß das relative oder das absolute Verhältniß derselben zu einander aufgefaßt wird.

Es ist von vorn herein nicht zu erwarten, daß es eine wesentliche Aufgabe des Gehörorganes wäre, außer der Intensität auch die übrigen Eigenschaften eines Schalles, seine Höhe, seinen Klang, seine Dauer weiter zu modificiren: im Gegentheil dürfen wir erwarten, daß es für uns bei dem Ohr

---

[1]) Weber, a. a. O. p. 442.

Digitized by Google

darauf wesentlich ankommt, die Succession der Stöße, wie sie einem Geräusch, einem Ton zukommt, auch genau ebenso zu percipiren, wie bei dem Auge die verschiedene Geschwindigkeit der Wellenbewegung des Aethers ebenfalls bis zur Retina hin gewahrt bleibt, um die einzelnen Farben von einander unterscheiden zu lassen. Es bleibt bei dem Ohr aber dennoch in Frage, ob nicht seine akustischen Apparate in dieser Beziehung wegen des Materials, aus dem sie allein hergestellt werden konnten, an einem gewissen Mangel leiden müssen, ähnlich wie bei dem Auge eine gewisse Chromasie ebenfalls unvermeidlich, gewiß aber nie Zweck der Anlage war.

Um dieses zu entscheiden, müssen wir zuerst sehen, was an einer Schallwelle bei ihrem Durchgang durch die einzelnen Theile des Gehörorganes geändert werden kann. An einer Welle unterscheiden wir ihre Dicke, ihre Breite, ihre Dauer und die Excursion der schwingenden kleinsten Theilchen, an welchen die Welle vorüber geht. —

Geräusche und Töne entstehen nie durch eine einzige Welle, sondern immer durch ein System von Wellen, welche einander mit einer gewissen Geschwindigkeit, Regelmäßigkeit oder Unregelmäßigkeit folgen. In welchen Modificationen der Wellen oder Wellensysteme der Klang seine Ursache habe, ist völlig unbekannt.

Was wir unter der Dicke einer Welle verstehen ist bereits erörtert. Sie ist ausdrückbar durch G/g, wenn g die Geschwindigkeit des Stoßes, welcher die Welle erregt, und G die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Mediums bedeutet, durch welche die Welle hindurchgeht. Wächst eines der beiden Glieder, so verändert sich natürlich in dem Maaß die Dicke der Welle. 340,88 Meter ist die Fortpflanzungsgeschindigkeit des Schalles in atmosphärischer Luft von 16° C. 16 Stöße in der Secunde bilden den Ton c der 32-füßigen Orgelpfeife. Daraus berechnet sich die Dicke einer in ihr entstandenen Welle aus $\frac{340{,}88}{16} = 21{,}31$ Meter. Mit dieser Dicke pflanzt sie sich in der Luft fort, so lange diese die gleichen Eigenschaften behält.

1428 Meter beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Wasser; der eben genannte Ton ginge durch dasselbe also mit einer Wellendicke, welche gleich wäre: $\frac{1428}{16} = 89{,}2$ Meter.

										für Luft:	für Wasser:	
Die	Wellendicke	für	das	contra	c	mit	32	Stößen	beträgt	10,155	44,6	Meter.
»	»	»	»	große	C	»	64	»	»	5,0775	22,3	»
»	»	»	»	kleine	c	»	128	»	»	2,53875	11,15	»
»	»	»	»		$\bar{c}$	»	256	»	»	1,269	5,575	»
»	»	»	»		$\bar{\bar{c}}$	»	512	»	»	0,6345	2,7875	»
»	»	»	»		$\bar{\bar{\bar{c}}}$	»	1024	»	»	0,317	1,39	»

Die Dicke sämmtlicher durch die Luft zu dem Gehörorgan sich fortpflanzender Wellen erfährt somit in dem Labyrinthwasser eine proportionale Vergrößerung. Dies ist jedoch in Beziehung auf die Wellensysteme ganz gleichgültig. Wir wissen (cf. oben p. 362), daß mit der Dicke der Welle die Excursion der schwingenden Theilchen, somit also auch die Intensität der Schallempfindung, soweit sie davon bedingt ist, nicht zusammenhängt; daß die relativen Abstände der einzelnen Verdichtungsmaxima, welche die Tonhöhe bestimmen, ebenfalls dadurch nicht verändert werden können. Die

Digitized by Google

Dauer des Eindrucks einer Welle in irgend einem Punkt des Labyrinthes kann dadurch ebenfalls nicht verändert werden, da diese allein abhängig ist von der Dauer der Schwingung des tönenden Körpers; sie beträgt $^1/_{16}$ beim tiefsten C, und $^1/_{1024}$ Secunde bei $\overline{\overline{c}}$ der Orgelpfeife: gleichgültig, in welchem Medium sich der Nerv befindet.

Die Vergrößerung der Wellendicke in dem Labyrinthwasser hat das Gute, daß sämmtliche Theile desselben so gut, oder für die höchsten Töne nahe zu so gut wie gleichzeitig in dieselben Zustände bei dem Vorüberziehen der Welle gebracht werden. Denn was ist auch die größte Höhe einer Schnecke von 4,121‴ bei Physeter macrocephalus, oder ihre größte Beite 7,00‴ bei Balaena mysticetus, die größte Dicke einer Ampulle von 1,85‴ wie bei dem afrikanischen Elephanten gegen eine Wellendicke von 44 Meter oder selbst noch von 1 Meter?

Die Breite einer Welle kann bei deren kugelförmigem Fortschreiten nur in sofern in Betracht kommen, als zu der Erschütterung des Nerven von der kugelförmigen Welle der äußeren Luft nur ein gewisser Theil benutzt wird, indem nämlich in das Labyrinthwasser keine breitere Welle eintreten kann als die Oeffnung des Fensters zuläßt. Da nun der Raum unmittelbar hinter dem ovalen Fenster in allen Fällen einen größeren Längs- und Breiten-Durchmesser hat als diese Oeffnung, so werden bei dem kugelförmigen Fortschreiten der Wellen hinter dem Fenster die Erschütterungen sich wohl allerwärts in diesem Raum verbreiten, jedoch mit beträchtlicher Verminderung ihrer Größe, ähnlich wie das Licht mittelst eines Zerstreuungsglases einen großen Raum zu erfüllen vermag, aber jeden einzelnen Punkt in dem Maaß weniger hell erleuchtet, als die Zerstreuungskraft des Glases das Licht in weiterem Umfang verbreitet. Dadurch wird die Intensität des letzten Impulses verringert, ohne daß sich an den übrigen Eigenschaften der Welle etwas ändert.

Nachdem wir die Veränderungen alle kennen gelernt haben, welche eine Welle erleiden kann, ehe sie die Ausbreitung des Acusticus trifft, entsteht zuletzt noch die Frage, ob an den Wellensystemen durch die vor dem Nerv gelegenen Organe unvermeidliche Veränderungen eintreten, ob mit einem Wort ein Selbsttönen derselben entstehen kann, wobei natürlich der ganze Umfang der unterscheidbaren Töne zunächst von diesen, in dem Ohr eigentlich erst hervorgerufenen, abhinge. Offenbar aber kommt es darauf an, dieses Selbsttönen der einzelnen Theile des Gehörorganes zu vermeiden, wodurch immer der Grundton derselben eine ungebührliche Präpoderanz bekäme. Vor allem kommt hiebei das Trommelfell in Betracht. Seebeck[1]) hat darauf hingewiesen, daß man dasselbe nicht als ein Instrument für sich, sondern mit der Trommelhöhle, den Gehörknöchelchen u. s. w. zu einem complicirteren Apparat zusammengesetzt auffassen müsse. Besonders die Verbindung, welche durch die Gehörknöchelchen zwischen Trommelfell und Labyrinthwasser hergestellt ist, wird geeignet sein, die Gleichmäßigkeit des Mitschwingens des Trommelfelles für eine große Reihe von Tönen zu ermöglichen. Wird nämlich eine kleine etwas stramm gespannte Membran angeschlagen, so giebt sie einen ziemlich klaren Ton. Wird derselbe mit einem anderen Körper in der Nähe der Membran angegeben, so geräth sie in sehr lebhafte Schwingungen, welche jedoch rasch ermäßigt werden, sobald man den Ton um weniges

[1]) Poggendorf's Annal. Bd. LXVIII. p. 450 ff.

Digitized by Google

(um $^1/_2$ oder $^1/_4$ Ton) ändert, und sofort verschwinden, wenn diese Abänderung noch mehr wächst. Nur bei 2, 3, 4 mal langsameren Schwingungen entstehen aufs neue wieder Schwingungen; dabei tönt aber die Membran ihren eigenen Ton, nicht die angestimmten tieferen Töne. Dem zur Folge befände sich unser Gehör durch das Trommelfell an sich in den äußerst ungünstigen Verhältnissen, daß es nämlich einen einzigen Ton sehr stark, Töne, welche darüber oder darunter lägen, in so schnell abnehmender Stärke auffassen würde, daß der Umfang der Scala hörbarer Töne außerordentlich klein bleiben müßte, was doch in der That nicht der Fall ist.

Auch findet die Erfahrung, daß große Membranen bei einem mittleren Grad der Spannung von einer mäßigen Tiefe an aufwärts alle Tonabstufungen mehr oder weniger deutlich wiederzugeben vermögen, keine Anwendung auf das so kleine und ziemlich straffgespannte Trommelfell, außer etwa bei sehr hohen Tönen, wobei die Stärke der Wahrnehmung ebenfalls noch sehr ungleichmäßig sein würde.

Die von Seebeck entwickelte [1]) Theorie des Mittönens liegt seiner Ansicht über das Auskunftsmittel zu Grunde, welches für jene außerdem so ungünstigen Verhältnisse des Trommelfelles in der Natur getroffen ist. Es besteht nämlich in dem Widerstand der zwischen ovales Fenster und Trommelfell gestemmten Reihe von Gehörknöchelchen. Durch sie gränzt das Trommelfell so gut wie direct an die Widerstand leistende Oberfläche des Labyrinthwassers. Je größer der Widerstand ist, um so geringer wird der Einfluß, welchen die Höhe des erregenden Tones auf die Stärke des Mitschwingens hat. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, eine große Reihe von Tönen aufzufassen und auch bei rascher Aufeinanderfolge von einander zu unterscheiden.

Schon aus Müller's Versuchen ist bekannt, daß je stärker das Trommelfell gespannt wird, um so mehr die Fähigkeit verloren geht, tiefere Töne zu vernehmen. Es werden aber bei noch höheren Spannungsgraden auch die hohen Töne sehr undeutlich, wenn sie nicht gleichzeitig sehr große Intensität besitzen. Darin liegt ein weiterer Vortheil des Apparates, daß die Scala der Trommelfell-Spannung mit der Scala der Töne in einer gewissen Beziehung steht; denn dadurch ist es möglich, worauf es meist ankommt, diese oder jene Töne vor anderen deutlich zu vernehmen. Fiele nämlich eine Spannungsscala mit der absteigenden Intensitätsscala der Töne überhaupt zusammen, so ginge gerade ein Hauptvortheil der willkürlichen Spannung verloren.

Jenes Mitschwingen des Trommelfelles darf nicht als ein selbstständiges Forttönen der Membran betrachtet werden, wodurch eben jede Sicherheit der Auffassung verschiedener Töne verloren ginge. Wäre ein solches Forttönen möglich, so könnte bei gleichmäßiger Fortdauer der Erregung von Schwingungen die Stärke des empfundenen Tones wachsen, was nicht geschieht; es könnten Töne durch Stöße entstehen, welche nicht so regelmäßig und geschwind erfolgen, daß sie selbst einen Ton bilden, was ebenfalls nicht stattfindet, wenn man nicht etwa die seltenen Fälle eines hellen Klingens bei einem sehr starken Knall hieher rechnen will, endlich würden die Klangfiguren auf dem Trommelfell eine Regelmäßigkeit zeigen, welche sie nicht besitzen [2]).

Auch von der Luft in der Trommelhöhle wird sich bei der Kleinheit des Raumes, der sie einschließt, schwer beweisen lassen, daß sie des Selbsttönens

---

[1]) Poggendorf's Annal Bd. LXII. 289.
[2]) Weber, a. a. O. p. 538.

Digitized by Google

fähig ist, ebenso wenig als die Luft der Eustachi'schen Trompete dies voraussetzen läßt.

Man wird nach alle dem vermuthen dürfen, daß an den Wellenzügen, welche Töne und Geräusche erzeugen, in dem Ohr möglichst wenig verändert werde, daß also in dem Labyrinthwasser eine in Beziehung auf die Succession der Schwingungen nicht bloß relativ, sondern absolut gleiche Reihe ablaufe, wie in dem tonerzeugenden Körper.

Da wir nicht wissen, von welchen Eigenschaften der Wellen der Klang eines Schalles oder Tones abhängt, können wir auch nicht untersuchen, ob von ihm in der Beziehung seiner Auffassung zu seinem Entstehen das Nämliche gilt, wie von dem musikalischen Werth eines Tones.

Liegt in den akustischen Apparaten die Fähigkeit, sich gewissen äußeren Impulsen zu accomodiren, ist es zur Auffassung der Verschiedenheit dieser Impulse nothwendig, daß gewisse Veränderungen an einzelnen Theilen des Gehörorganes vor sich gehen, so drängt sich die Frage auf: wie ist es möglich, daß bei der im Verhältniß zum Umfang des ganzen Gehörorganes doch so großen Geschwindigkeit der Schallwellen immer noch rechtzeitig die geeigneten Vorkehrungen zur Adaption für den durchgehenden Wellenzug getroffen werden können?

Im Allgemeinen giebt es drei Möglichkeiten, an die gedacht werden kann. Zwei davon gründen sich auf die Nervenwirkung, die dritte auf einen in gewissen Fällen denkbaren, rein mechanischen Effect. Wir wissen, daß die Verengerung der Pupille auf einen reflectorischen Act der Nerventhätigkeit basirt. Etwas Aehnliches könnte in dem Ohr ebenfalls stattfinden, und zwar auf doppeltem Wege: der eine Weg ginge durch die empfindenden Fasern des Acusticus zu dem Centrum, und von dort zu den motorischen Nerven der Muskeln der Gehörknöchelchen; der zweite Weg von den in großer Menge in dem äußeren Ohr, Gehörgang und der äußeren Oberfläche des Trommelfelles verbreiteten sensitiven Fasern des Trigeminus und anderer Empfindungsnerven eben dahin.

Wir wollen diese beiden Fälle zuerst prüfen. Geht der Weg des Reflexes durch den Acusticus, so setzt dies voraus, daß dieser bereits durch den Anfang des Wellenzuges getroffen worden, für welchen die Accomodation mit großer Schnelligkeit hergestellt werden kann. Geschieht dies auch unbewußt, so kann es doch rasch geschehen, da die betreffenden Muskeln mit Querstreifen versehen sind, und das »unbewußt« ist hier in demselben Sinne zu nehmen, in dem wir sagen können, daß die dem Willen unterworfenen Respirationsmuskeln ebenfalls für gewöhnlich unbewußt ihre Contractionszustände ändern, und weiter in dem Sinne, in welchem wir eigentlich von jeder Muskelbewegung sagen können, sie geschähe unbewußt, indem Jedem, welcher die anatomischen Verhältnisse nicht kennt, diese Unkenntniß nichts schadet, weil er den Effect des Willens kennen lernen kann, ohne die Mittel zu ahnen, durch welche der Effect herbeigeführt wird. Zudem fühlen wir, wie schon erwähnt, bei dem Horchen im Innern des Ohres eine gewisse Veränderung, die mit dem Willensact ebenso zusammenhängt, wie das Gefühl der Anstrengung bei irgend einem anderen gegen die Muskelthätigkeit gerichteten gesteigerten geistigen Impuls. Geschieht dieser Reflex auch außerordentlich schnell, so kann er doch nur nützen, wenn mehr als eine, einem einzigen Impuls auf den Gehörnerv entsprechende Welle das Gehörorgan passirt. Hier wiederholt sich dieselbe früher schon angeregte Frage: ob sich nämlich ein auf ein elastisches Medium ausgeübter einmaliger Stoß ohne mitfolgende Wellenbewegung in demselben

Digitized by Google

fortpflanzen könne? ob es denkbar sei, daß ein solches Molecül momentan zur vollkommenen Ruhe zurückkehren könne, sobald die Wirkung des Stoßes an ihm vorübergegangen? Der Wirkung der Molecularkräfte zu Folge scheint mir die Möglichkeit in geradem Verhältniß zur Vollkommenheit und im umgekehrten zur Stärke der Elasticität eines Körpers zu stehen. Mag sich nun auch immer der Stoß zweier zusammenfahrender Luftschichten durch die Atmosphäre ohne Erregung eines größeren Wellenzuges bewegen, so wird die Entstehung eines solchen kaum vermeidlich sein, wenn der Stoß bis zu dem Trommelfell fortgepflanzt worden. Das Klirren der Fenster, das Zittern der Mauern, ja auch die Bebungen an unserer eigenen Brustwandung in solchen Fällen sprechen deutlich genug für die Annahme von Schwingungen des Trommelfelles, welche nicht momentan wie der Stoß sind, sondern denselben kürzere oder längere Zeit überdauern können. Sind es also in solchen Fällen Reihen von Impulsen, welche den Gehörnerv treffen, so wird die Wirkung der allererſten auf ihn unvermeidlich und nur für die unmittelbar folgenden eine Vorkehrung zur Abwehr oder schärferen Auffassung auf diesem Weg des Reflexes möglich sein.

Ist nun aber der Impuls von so großer Intensität, daß schon die erste Einwirkung auf den Nerv höchst nachtheilig erachtet werden muß, so würde die Möglichkeit, ihn durch Apparate abzuhalten, welche vor dem Nerv liegen, nichts mehr nützen. Es könnte für solche Fälle der Ausweg getroffen sein, daß der Reflex auf dem anderen Weg zu Stande käme, welchen wir oben angedeutet haben. Besonders der äußere Gehörgang ist außerordentlich reich mit höchst empfindlichen Nerven versorgt, woher der unerträgliche Kitzel, wenn die Fläche oder nur deren zarte gegen die Achse des Gehörganges gerichtete Härchen berührt werden.

Es liegen meines Wissens zwar keine directen Experimente vor, um zu entscheiden, ob auf Reizung dieser Fläche eine stärkere Spannung des Trommelfelles eintritt, allein der Versuch, welchen man jeden Augenblick an sich selbst machen kann, scheint diese Vermuthung zu bestätigen. Nähert man nämlich einen Körper dieser Fläche und berührt leise die Härchen, so entsteht außer einem gewissen Schauer (die directe Folge des Kitzels) ein Gefühl tiefer im Ohr, dem vollkommen ähnlich, welches man bei dem Horchen, bei willkürlicher Spannung des Trommelfelles hat.

Daß Wellen, welche das Trommelfell in starke Schwingungen versetzen können, auch Vibrationen der feinen kurzen Härchen hervorrufen werden, liegt gewiß im Bereich der Möglichkeit; daß ferner bei dem ziemlichen Weg der Welle vom Eingang des Gehörganges bis zum Trommelfell eine Zeit verstreicht, ist gewiß, und daß bei der Schnelligkeit der Nervenleitung im Gegensatz zur verhältnißmäßig großen Langsamkeit der Schallwellen die letzteren von der Erregung der motorischen Nerven überholt werden, ist nichts Unmögliches. Eine andere Frage aber ist: kann eine mechanische Vorkehrung, wie die Spannung des Trommelfelles, welche natürlich viel mehr Zeit erfordert, als die Molecularveränderung der Nervensubstanz, schneller getroffen werden, als die Schallwelle das Trommelfell erreicht? Die von Helmholtz[1]) angestellten Messungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenreizung können uns hier als Anhaltspunkt dienen. Zwischen Application des Reizes an dem 50—60 Millim. langen Hüftnerv eines Frosches und

[1]) Monatsbericht der Berl. Akad. 1850 Januar.

Digitized by Google

dem mechanischen Effect der Reizung (Hebung eines Gewichtes von beträchtlicher Größe, 100 und mehr Gramm) verstrich eine Zeit von 0,0014—0,0020 Secunden. Legt man der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles in der Luft bei 16° C. die Zahl 340,88 Meter für die Secunde zu Grunde, der Länge des äußeren Gehörganges für den Erwachsenen 24,816 Millim., so braucht der Schall, um diesen Raum zu passiren, 0,00007 Secunden.

Wollten wir auch die größere Nervenbahn in unserem Falle ganz vernachlässigen, die veränderte Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der höher temperirten Luft des äußeren Gehörganges nicht in Rechnung ziehen, und den geforderten mechanischen Effect der Trommelfellspannung weit unter die Größe herabdrücken, welche dem Heben von 100 Gramm entspricht, so dürfte es doch schwer glaublich sein, daß dieser verlangte mechanische Effect noch früher zu Stande komme, als die Welle an das Trommelfell anschlägt.

Kommt also auch auf diesem Weg ein Reflex zu Stande, so kann er auch nur wie im ersten Fall für längere Wellenzüge einen Nutzen haben.

Nun bleibt noch die dritte Möglichkeit übrig, welche in Betracht gezogen werden muß. Es ist nämlich zu untersuchen, ob der Stoß einer Schallwelle selbst einen mechanischen Effect erzeugen kann, durch welchen in dem akustischen Apparat eine solche Veränderung entsteht, wie sie die Aufnahme des Impulses von Seiten des Acusticus verlangt. In wie weit die gegenseitige Einknickung der Gehörknöchelchen gegeneinander die zu heftigen Wirkungen großer Beugungswellen bis zu einem gewissen Punkt neutralisiren, wie überhaupt die Intensität der Schwingungen verringert werden könne, haben wir oben schon besprochen. Es ließe sich aber auch denken, daß durch die Schallwellen selbst auf mechanischem Weg die Spannungsgrade des Trommelfelles verändert werden könnten. Bei einer frei über einen Ring gespannten Membran ist dies freilich nicht denkbar, wenn die Intensität des Schalles nicht eine sehr große Höhe bereits erreicht hat, und auch dann noch wird die Elasticität der Membran allein die Rückschwingung mit großer Schnelligkeit bewerkstelligen. Denken wir uns jetzt aber einen Muskel an dem einen Ende frei aufgehängt, an dem anderen mit einem Gewicht belastet, so wird derselbe dem Grad seiner Elasticität entsprechend dadurch ausgedehnt. In dem Moment, in welchem wir das Gewicht entfernen, zieht sich der Muskel zusammen; legen wir das Gewicht wieder auf, so wird er wieder ausgedehnt. Je kürzere Zeit wir das Gewicht wirken lassen, um so unvollkommener wird von einem gewissen Moment an die Verlängerung des Muskels, und sie kann bei einer gewissen Schnelligkeit des Wechsels Null werden, wenn die Schnelligkeit den Grad erreicht hat, daß die Trägheit der Masse in dem Zeittheilchen, während dem das Gewicht angehängt bleibt, nicht mehr überwunden werden kann. Wenden wir dies auf das Trommelfell und seinen Spannmuskel an, so wirkt die Elasticität der Membran als Gewicht, welches an dem Tensor tympani zieht.

Eine Schallwelle, welche gegen die Außenfläche des Trommelfelles gerichtet ist, wirkt, wenn sie eine Beugungsschwingung des Trommelfelles nach innen überhaupt herbeiführen kann, ebenso, als ob in diesem Moment ein Theil des an dem Tensor tympani hängenden Gewichtes entfernt würde. Die Elasticität des Muskels bekommt dadurch ein gewisses Uebergewicht, indem seine Zugkraft von dem äußeren Druck der Welle unterstützt wird. Je schneller nun die in gleichem Sinne wirkenden Impulse der nächsten Wellen einander folgen, um so kleiner wird der Zeitraum für die Rückschwingung, bis diese nur in sehr geringem Grade eintreten kann, weil sich ihr die Trägheit

Digitized by Google

der Masse in den Weg legt, welche in einem so kurzen Moment, wie das Intervall zweier Stöße eines sehr hohen Tones (etwa $^1/_{10000}$ Secunde) ist, unmöglich überwunden werden kann. Nun ist der Zug des elastischen Muskels eine stetig wirkende Kraft, die es möglich macht, daß sich seine Wirkung immer genau nach den kleinsten Unterschieden in der Größe der Intervalle je zweier Impulse richtete, daß, mit anderen Worten, der Spannungsgrad des Trommelfelles dadurch immer der Höhe des Tones accommodirt würde.

Derartige Vorkehrungen werden durch die primären Wellen selbst wohl schwerlich je in weiterem Umfang getroffen werden können. Doch kennen wir die Feinheit des ganzen Mechanismus zu wenig, um von vorneweg die Unmöglichkeit behaupten zu können, daß schwache Erzitterungen, welche jene Wellen des primären Stoßes begleiten, nicht noch Effecte erzeugen könnten, welche Modificationen der Schallleitung im Gefolge hätten.

IV. Der akustische Nerv.

1) Anatomisches.

Es ist von Wichtigkeit, zu erfahren, unter welchen Bedingungen den Fasern des Sinnesnerv zunächst die Schallschwingungen zugeführt werden. Dazu ist uns die Kenntniß seiner Endausbreitung und das Lagerungsverhältniß zu den akustischen Apparaten nothwendig. Verlauf des Stammes und Ursprungsstelle im Gehirn ist dagegen für das eigentlich Akustische von keinem Belang. Denn in dem Moment, in welchem die Schallwelle den Acusticus getroffen hat, hat sie ihre Bedeutung als Schallwelle auch verloren. Der Vorgang in dem Nerv, welcher die Tonempfindung vermittelt, ist so weit von dem Vorgang in der schallleitenden Substanz diesseit des Nerven verschieden, als der chemische Act der Verbrennung eines Endstückes des Empfindungsnerven von dem Proceß in ihm, welcher Schmerz verursacht.

Die ganze Untersuchung zerfällt demnach bloß in eine histologische, wobei besonders der Werth der auf diesem Gebiete aufgefundenen Thatsachen und gestellten Probleme in akustischer Beziehung abgeschätzt werden muß, und in eine topographische, welche die Verhältnisse der Lage der Nerven zu den weiteren physikalischen Apparaten in eben dieser Beziehung würdigt.

Halten wir uns zunächst an gewisse Eigenthümlichkeiten des Acusticus, durch welche er sich von den übrigen Nerven unterscheidet, so finden wir seine Primitivfasern allerdings sehr fein, 0,002—0,005‴ messend, aber bei weitem nicht von solcher Dünne wie z. B. die Sehnervenfasern in der Retina, welche einen Durchmesser von 0,0015‴—0,0002‴ zeigen. Ein äußerst zartes Neurilem macht schon die Fasern des Stammes unseres Nerven sehr leicht zerstörbar. Man könnte demnach geneigt sein anzunehmen, daß der hier vielleicht mehr als anderwärts verflüssigte Inhalt in einer Beziehung zu den Schwingungen stehe, welche ihm von dem Labyrinthwasser mitgetheilt werden, müßten wir nicht annehmen, der eigentlich Ton-Empfindung erzeugende Vorgang in dem Nerv sei von einer Molecularbewung ganz anderer Natur begleitet als der ist, welcher als Verdichtungs- und Verdünnungswelle in dem Medium vor dem Nerv auftritt. Gleichwohl aber wird wenigstens diese Zartheit in der Structur der Fasern bei ihrer Endausbreitung die Aufnahme des immer nur in Verdichtungs- oder Verdünnungswellen bestehenden Impulses begun-

Digitized by

stigen. Mit Recht hebt schon J. Müller die annähernd homogene Beschaffenheit des Labyrinthwassers und des darin suspendirten Nerven hervor, um daraus die leichte Uebertragbarkeit der Schwingungen jenes auf diesen zu erklären; doch kann niemals der zarte Bau der Primitivfasern im Stamme des Acusticus in irgend welche Beziehung zu einer Schallleitung in ihm selbst etwa gesetzt werden, vielmehr können wir hiefür nur einen auf die eigenthümliche Nervenwirkung bezüglichen Grund auffinden, welcher in der Gegenwart von Nervenzellen zu suchen ist, die sich erwiesener Maßen in dem N. vestibuli (Pappenheim), in dem Vorhof, an dem Nerv der Ampullen und Säckchen (Pappenheim und Corti) finden. Die Berührung von Primitivfasern und Nervenzellen läßt ja auch an so vielen anderen Stellen, z. B. den Fasern der motorischen und sensiblen Wurzeln, eine solche Verschmälerung der ersteren auffinden, und daß es in der Peripherie auf eine Verjüngung der Faser abgesehen ist, findet sich überall in der Endausbreitung der Nerven. Bei den höheren Sinnesnerven, wo Centrum und Peripherie so nahe beieinander liegen, wo, wenn ich mich so ausdrücken darf, der verschmälernde Einfluß der Nervenzellen sich auch noch im Verlauf der Ausbreitung geltend macht, müssen die Durchmesser der Fasern in sehr geringen Breiten gehalten bleiben. So werthvoll ihre Zartheit daher für die spezifische Nervenleitung auch sein mag: den eigentlich akustischen Zwecken zu liebe werden sie schwerlich gerade so organisirt sein. Denn selbst auch die Feinheit der Fasern in der Endausbreitung dürfte uns nicht so wichtig erscheinen, wenn wir bedenken, mit welcher Leichtigkeit auch an dicke Membranen die Schwingungen des Wassers übergehen (J. Müller). Als unmittelbare Fortsetzung des embryonalen Medullarrohres, als welche wir den Acusticus wie den Opticus seiner Entwickelungsweise nach ansehen müssen, besitzen diese Nerven daher allein ihren zarten Bau. Sie charakterisiren sich auch durch eine weitere Eigenthümlichkeit als Centralgebilde, was von großem Interesse für die Erledigung der Frage ist, wo der Sinneseindruck als Ganzes zu Stande kommt.

Diese zweite Eigenthümlichkeit liegt nämlich in den Vorkommen von Nervenzellen (Ganglienkugeln) sowohl im Verlauf der Aeste, als auch von bipolaren, kleineren, zarten, blassen Ganglienkugeln in der Ausbreitung auf der Lamina spiralis bei Säugern (Corti). Die beiden Fortsätze der Kugel gingen in dunkelrandige Nervenfasern über. (Tab. II. Fig. 12.)

Es ist einleuchtend, daß auch diese Eigenthümlichkeit in keiner Beziehung zu dem akustischen Vorgang steht.

Was die Endausbreitung betrifft, so wagte bis jetzt keine unserer Autoritäten in neuerer Zeit eine Entscheidung der Frage: ob Theilungen oder Schlingen? Eines oder das Andere, oder Beides zugleich scheint allgemein postulirt zu werden. Beim Hecht und beim Rochen fand R. Wagner schlingenförmige Umbiegungen, wie sie in den Icones naturgetreu wiedergegeben sind; Theilungen beobachtete Czermak [1]) an den Ampullen und Säckchen des Gehörorganes vom Stör.

Von Herrn Hofrath Wagner aufgefordert, gerade hierauf mein Augenmerk in vorliegender Untersuchung besonders zu richten, untersuchte ich die Ausbreitungen des Acusticus im Gehörorgan der Frösche, des Hechtes, der Taube, der Gans, des Meerschweinchens, der Maus, des Kalbes, Schweines und einiger menschlicher Leichen. Da die Anzahl der verschiednen Thierspezies zu gering ist, als daß ich meine gemachten Beobachtungen in einer ab-

[1]) Zeitschrift f. wiss. Zool. II p. 105.

Digitized by Google

geschlossnen vergleichend anatomischen Skizze von einiger Vollständigkeit mittheilen könnte, eine durchgeführte histologische Untersuchung aller Theile hier so wenig am Platz wäre, als eine ausführliche anatomische Demonstration des Gehörorganes, so will ich einen anderen Weg einschlagen, und zuerst von dem Arrangement der Nervenfasern, dann von der Endigungsweise und endlich von den weiteren charakteristischen Elementen im Allgemeinen sprechen.

Das Arrangement der Fasern ist ein in den verschiedenen Theilen des Gehörorganes charakteristisch verschiedenes. Ein Uebergang von diffusen Netzen zu möglichstem Parallelismus der Fasern läßt sich stufenweise verfolgen, indem beide Extreme vermittelt werden durch eine pinselförmige Ausstrahlung. Je größer die Divergenz der einzelnen Fasern, desto geringer ist die Summe der auf einer bestimmten Fläche ausgebreiteten Nerven.

Die erste Form ist charakteristisch für den Nerv des Vorhofes, und am besten zu beobachten bei dem Fisch (Hecht), wie sie auf Tab. II. Fig. 2 bei schwacher Vergrößerung und auffallendem Licht wiedergegeben ist. Im Wesentlichen ist sie dieselbe in den drei Abtheilungen des Vorhofs, nämlich in der für den großen und den kleinen Gehörstein, sowie in dem kleinen flaschenförmigen Divertikel. Man sieht z. B. im kleineren Steinsack aus größeren Zweigen des Nerven Bündel von Fasern eintreten, welche sich sofort, an dieser Stelle meist umlagert von dichtem Pigment, auf einem länglichen Vorsprung der Membran des Säckchens theils untereinander verflechten, theils in auseinanderfahrende Büschel von Fasern auflösen. Die größeren Geflechte haben sehr häufig ziemlich umfangreiche Knotenpunkte z. B. in *b*, welche man, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, als dadurch entstanden sich denken könnte, daß die in dem Stämmchen *d* enger aneinander gelagerten Fasern vor ihrer letzten Ausbreitung in *c* schon anfingen auseinander zu fahren: stärkere Vergrößerungen überzeugen aber, daß hier die Fasern eben so eng liegen, allein an Zahl vermehrt durch andere, welche mit ersteren zu einer eng geflochtenen Matte sich vereinigen. (cf. Tab. II. Fig. 3.) Sehr eigenthümlich ist der Verlauf vieler Fasern in dem Vorhof der Fische sowohl als der Vögel in Beziehung auf die Ebenen, in welchen er geschieht. So wie nämlich die Bündelchen ihre Fasern, welche meist einzeln, höchstens zu drei oder vier noch eine Strecke nebeneinander laufen, zu Netzwerken verflochten haben, biegen sie oft sehr rasch von einer Ebene in die andere um, bilden also scharfe Kniee, so daß man durch die eine horizontallaufende Faser auf den Durchschnitt des umgebogenen Theiles sieht, woraus einen Augenblick das Bild einer Zelle mit ihrem Kern als Ausgangspunkt einer Faser entsteht, welches man aber bei veränderter Einstellung bald richtig deuten lernt. Nicht wenig wird übrigens dadurch die Verfolgung einer bestimmten Faser erschwert: denn sehr häufig kreuzen sich gerade an diesen Stellen auch andere Fasern mit der ersteren. Im Vorhof des Vogels nimmt diese Anordnung eine ganz bestimmte Stelle ein. Hier beschreibt nämlich der Nervenast einen Bogen, von welchem aus in der Richtung seiner Normalen einzelne Büschelchen von Fasern austreten. Diese bilden untereinander selten Anastomosen, welche dann immer nur durch einzelne Primitivfasern hergestellt werden. Die Zwischenräume je zweier Bündel sind in der Regel größer als die letzteren breit. Gegen die Gränze der Ausbreitung hin stoßen die fächerförmig divergirenden Fasern aneinander, andere Fasern begeben sich in den Raum auf der concaven Seite des Bogens. In diesem Raum bis gegen eine gedachte Sehne jenes Bogens hin findet sich jener häufige Wechsel der Ebenen, in welchen die einzelnen Fasern verlaufen.

Die zweite Art der Anordnung ist die pinselförmige, repräsentirt durch

Digitized by Google

die Ausbreitung in den Ampullen aller Thiere, welche ich untersucht habe, und dargestellt vom Hecht auf Tab. II. Fig. 9 *b*. Auch hier geschieht die Ausbreitung auf einem Septum, wie schon Steifensand angiebt. Die Kleinheit des letzteren gestattet jedoch keine solche Ausbreitung wie im Vorhof, und es ist dies die einzige Stelle in dem Bogengang, an welcher Fasern des Acusticus getroffen werden. Nicht allein enger aneinander, sondern auch dichter übereinander liegen hier die Fasern als im Vorhof.

Die dritte Anordnung ist die mit möglichster Wahrung des Parallelismus der Fasern bei ihrer Endausbreitung, eine Anordnung, bei welcher, wie man sieht, die größte Fasermenge auf dem kleinsten Raum zusammengedrängt sein kann. Sie ist repräsentirt von dem Schneckenast des Hörnerv (cf. Tab. II. Fig. 11 aus der Schnecke des Menschen).

Es kommen wohl auch ziemlich parallele Faserbündel in dem Vorhof des Vogels vor, allein erstlich divergiren sie größtentheils an ihrer Endausbreitung, zweitens liegen sie hier durchaus nicht so dicht und in Massen gehäuft wie auf dem Spiralblatt der Schnecke.

In der Flasche des Vogels finden sich auch parallele Fasern in einzelnen Bündeln; letztere aber stehen mehr oder weniger auseinander und lassen oft beträchtliche Zwischenräume zwischen sich. Dieses findet in dem inneren Theil der Flasche vor ihrer kolbigen Umbiegung statt. An dieser Stelle aber, bis zu welcher der größere Theil der Fasern vordringt, treten die einzelnen Bündel reiserartig auseinander (Tab. II. Fig. 6), bilden unter einander Plexus, und lassen schließlich ihre Fasern pinselartig auseinander treten.

Die Verschiedenheit der Anordnung ist bedingt durch das Verhältniß des Flächenraumes, in welchem die Ausbreitung geschehen soll, zu der Zahl der Primitivfasern, welche auf ihm enden. Am günstigsten hiefür ist die Schnecke gebaut, deren Fasersumme nicht von einem, sondern von vielen Punkten aus auf dem Spiralblatt sofort ihrer Endausbreitung zueilen kann.

Die Endausbreitung des Hörnerv überhaupt ist erst in jüngster Zeit etwas genauer erforscht worden, ohne jedoch vollkommen erkannt worden zu sein, und so viel ich selbst auch Mühe und Zeit auf diesen Gegenstand gewandt habe, so bin ich doch nicht zu dem Resultat gelangt, eine für alle Fasern geltende Endigungsweise aufgefunden zu haben. Essigsäure, verdünnte Chromsäure, Sublimatlösung und indifferente Flüssigkeiten, Zuckerwasser ꝛc. benutzte ich und fand besonders die beiden ersten Substanzen am meisten empfehlenswerth. (Zur Darstellung des Achsencyliders empfiehlt Czermak besonders die Sublimatlösung.[1])

Bei dem Frosch giebt es viele Schlingen an der Ausbreitung des Acusticus, sowohl in dem Vorhof als in den Ampullen, welche allem Anschein nach terminale sind. In der Ampulle fand ich aber auch, und zwar schon ziemlich nahe der Eintrittsstelle des Nerv in sie, Theilungen der Fasern, Tab. II. Fig. 1 *A*. Dann mag die Bildung der Bogen, welche die Aestchen so häufig beschreiben und wodurch ein plexusartiges Ansehen entsteht, von einer in dem Vorhof gefundenen Faseranordnung herzuleiten sein, wie sie Tab. II. Fig. 1 *B* skizzirt ist. Man erkennt nämlich zwei Bündelchen von Nerven (*a*, *b*), welche hintereinander liegende Bogen beschreiben. In dem Bündel *b* zeigt sich eine Primitivfaser, welche eine Anastomose zwischen *b* und *a* bildet. An dem Gipfelpunkt des einen Bogens, welchen das eine Bündel *a* beschreibt, angekommen

[1]) Zeitschrift für wissensch. Zoologie v. Siebold u. Kölliker. Bd. II. Hft. I. p. 107.

Digitized by Google

(bei *d*), theilt sich die Primitivfaser *c* in zwei Schenkel; der eine scheint aufwärts zu steigen, wie der äußerst stumpfe Winkel der Theilungsstelle andeutet, der andere steigt abwärts in dem Bündel *a*, um sich bei *e* nochmals zu theilen.

Um mich bei Untersuchung des Vorhofes der Frösche der lästigen Otolithen zu entledigen, welche auch bei sorgfältigster Reinigung des Objectes oft gerade die wichtigsten Partien der Nervenausbreitung verdecken, bediente ich mich der Essigsäure, welche sie sehr schnell unter Entwickelung von Kohlensäure auflöst. Dabei wird aber zugleich die Nervenausbreitung viel klarer, und ihrer Anwendung verdanke ich es auch, daß ich die Theilung des Achsencylinders so gut beobachten konnte, wie man an der Faser *c* in Tab. II. Fig. 1 *B*, und an einer anderen bei *A* sieht.

Daß also hier das Princip der Theilung der Primitivfasern in Anwendung gebracht worden, ist zweifellos. Daß einzelne der Bögen durch Schenkel gespaltener Primitivfasern gebildet werden, ist aus einigen Beobachtungen wahrscheinlich geworden; ob wir aber aus diesen vereinzelten Beobachtungen das Recht haben, uns diese Bogen im Allgemeinen als so entstanden zu denken, will ich nicht entscheiden, wenn ich auch bald zeige, daß der Gehörnerv des Frosches nicht der einzige ist, bei welchem dergleichen sich beobachten läßt.

Wäre glaublich, daß die Schenkel getheilter Primitivfasern in den Schenkeln der Bögen wieder centripetal zurückliefen, wie man wenigstens von dem bei *d* aufsteigenden Schenkelstück nicht das Gegentheil hat beweisen können, so wäre das Princip der Schlingenbildung und der Theilung gleichzeitig an einer Faser realisirt, und Alles, was Volkmann von physiologischem Standpunkt aus gegen die Annehmbarkeit der Terminalschlingen vorgebracht, wiederholte sich wenigstens an dem einen Schenkel der Primitivfaser, und würde nur noch verwickelter und die Anordnung noch unverständlicher, wenn der andere Schenkel ohne umzukehren in weiteren Theilungen endigte. Nach Allem, was man über Theilungen der Primitivfasern bis jetzt weiß, scheint die Vermuthung gerechtfertigt, daß es nicht bei einer einmaligen Theilung bleibt, sondern Theilungen auch weiterer Ordnungen constant sind; an einem rücklaufenden Schenkel der einmal getheilten Faser müßte man solche weitere Theilungen ebenfalls erwarten, dürfte sie auch nicht in dem Stamm des Acusticus oder eines stärkeren Zweiges suchen, wo ich auch niemals dergleichen fand, sondern höchstens in dem Centralorgan, wo aber, nach Kölliker's Versicherungen, niemals Theilungen der Primitivfasern wahrgenommen werden. Bedürfen daher Heßling's und meine Beobachtungen über diesen Punkt einer neuen Revision, so können wir diesen Gegenstand hier außer Acht lassen, weil sich bei ähnlicher Anordnung der Ausbreitung des Hörnerv in einem anderen Thier sehr häufig der peripherische Verlauf beider Schenkel der getheilten Faser hat nachweisen lassen, und daselbst auch noch weitere Gründe entwickelt werden können, welche gegen den rückläufigen Gang der getheilten Fasern direct sprechen.

Dieses Thier ist der Hecht, der Fisch, welchen ich von den zahlreichen Arten unsres Marktes für den geeignetsten zu diesen Untersuchungen halte.

Betrachten wir die Ausbreitung einiger Bündel des Vorhofnerven, wie sie auf Tab. II. Fig. 3 skizzirt ist:

Hier liegen zwei Knotenpunkte *a* und *n* vor uns, hauptsächlich versorgt von den Nervenbündeln *h* und *g*. Verfolgt man die Fasern aus dem Bündel *g*, so sieht man, daß einzelne direct den Knotenpunkt *a* des Geflechtes durchsetzen, um sich theils in der Gegend von *i*, theils in der von *l* immer

feiner werdend zu verbreiten, andere streifen in der Gegend von *i* vorbei, und ziehen in weiter Schlinge gegen den Knotenpunkt *n*, aber nicht um ihn so zu durchsetzen, daß sie etwa schließlich in *g* oder *h* centripetal zurückliefen, sondern um durch *n* hindurch in die Gegend von *k* peripherisch auszustrahlen. Fasern von dem Bündel *h* sieht man ebenfalls direct den Knotenpunkt *n* durchsetzen, und sich in der Gegend von *k* ausbreiten; andere (*m*) im Bogen gegen das Bündel *g* gewendet, wiederum aber nicht, um in dem Bündel *g* zurückzulaufen, sondern die Matte *a* zu durchsetzen, und in *e* auszutreten. Eine andere Faser des Bündels *h* bildet in *n* eine sehr enge Schlinge, um sich ebenfalls in das Flechtwerk *a* zu begeben, und nach *e* auszutreten. Eine andere Faser sieht man bei *c* eine Schlinge bilden, ihren rückläufigen Schenkel aber nach einiger Zeit sich theilen, ebenso wie eine weitere Faser, aus dem Geflecht *a* hervorkommend, in *b* sich theilt, ihren einen Schenkel nach der Gegend von *i*, ihren zweiten aber durch die Matte *n* in die Gegend von *k* entsendet.

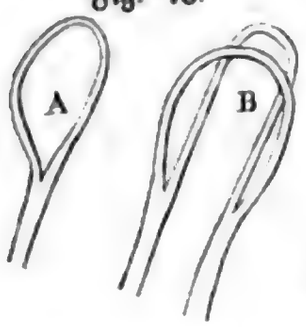
Weit entfernt, behaupten zu wollen, daß diese Art der Faseranordnung allenthalben in diesen Nervengeflechten der Steinsäckchen des Hechtes vollkommen stereotyp angetroffen werde, muß ich vielmehr sagen, daß in den verschiedenen Geflechten eine sehr große Mannigfaltigkeit der Verschlingung von Fasern angetroffen wird, und daß ich aus einer großen Menge derartiger Objecte nur gerade deßhalb das eben beschriebene ausgewählt habe, weil hier die verschiedensten Arten des Verlaufes einer Faser gleichzeitig sich der Beobachtung dargeboten haben, gleichsam eine schematische Darstellung an einem natürlichen Object selbst.

Läßt die Architektur der Endausbreitung, wie sie in Tab. II. Fig. 2 dargestellt ist, selbst schon vermuthen, daß es nicht auf Schlingenbildung, sondern auf Herstellung eines diffusen Netzes abgesehen ist, so findet man auch bei genauerer Betrachtung der Einzelheiten unter stärkeren Vergrößerungen nirgend etwas von terminalen Schlingen, wohl aber viele Einzelfälle, an welchen man erkennt, wie man zu der Annahme derselben hier ebenfalls konnte verleitet worden sein. Hierüber brauche ich jetzt kein Wort mehr zu verlieren, muß nur erwähnen, daß bei der großen Verwickelung der Fasern, von welcher man bereits wird eine Vorstellung bekommen haben, auch die genaueste Durchmusterung oft noch Zweifel über den endlichen Verlauf einer Faser oder eines Schenkels nach ihrer Theilung übrig läßt, aus welchem Grunde ich auch die Fig. 4 Tab. II. beigefügt habe, die einige sonderbare Verhältnisse darbietet. Für sich betrachtet würden sie der Deutung große Schwierigkeiten machen. Was das Object bietet, ist Folgendes: Man sieht zwei dünne Fasern *e* und *g* sehr bald sich theilen (bei *h* und *f*). Sowohl der eine Schenkel von *h* als von *f* begiebt sich in das Bündel *c*; der andere Schenkel *f* geht in das Bündel *b*, der zweite Schenkel von *h* dagegen direct in die Peripherie. Unter dem krümlich ausgetretenen Inhalt der dicken Nervenröhren *a* verschwinden die ersteren; auch kommt aus demselben eine Faser *i* heraus, um scheinbar im Bogen wieder dorthin zurückzukehren. Die in den Stämmchen *b* und *c* enthaltenen Fasern messen nicht ganz 0,0019‴. Die Fasern in *a* dagegen im Mittel 0,009. In diesem Falle haben wir keinen weiteren Beweis, daß die Schenkel der Schlingen oder der getheilten Fasern nicht gegen das Centrum zurücklaufen, als den, daß sich, so weit man auch den Stamm *a* rückwärts verfolgt, bei genauester Untersuchung nirgend so dünne Fasern wieder auffinden lassen; man müßte denn annehmen, eine solche könnte den mehrfachen Durchmesser wieder nach ihrer Rückkehr in den

Digitized by Google

Stamm erreichen, was durch keine einzige Beobachtung gerechtfertigt scheint, oder es wären die Fasern so geordnet, daß die beiden Schenkel einer ursprünglichen Primitivfaser *A* (Fig. 73), oder zweien etwa nach dem Schema *B* sich veräftelnden angehörten. Bei den Säugethieren wird der Entscheid von dieser Seite her noch viel mehr erschwert, weil die Unterschiede der Dimensionen an den Fasern des Stammes und der Ausbreitung weitaus nicht so beträchtlich sind, als bei den tiefer stehenden Wirbelthieren.

Fig. 73.



Auch in den Ampullen-Aesten kommen beim Fische Theilungen der Fasern vor, sind aber hier wegen ihrer dichteren Nebeneinanderlagerung viel schwerer zu Gesicht zu bekommen; oft scheint auch eine sehr enge Schleife ein freies Ende vorzutäuschen, das aber gewiß nicht mit so breiter Contour vorkommt, wenn man damit andere Fasern vergleicht, welche ohne so bestimmte Gränze dem Auge entschwinden, indem sie an Feinheit den später zu beschreibenden Fasern der unterliegenden Membran sehr nahe kommen. Ob getheilt oder ungetheilt: das letzte Ende der Fasern ist mir ebenso unter dem Blick verschwunden, wie das der Nerven in den Muskeln ꝛc.

Bei dem Vogel (Tab. II. Fig. 6) sind die Schicksale der einzelnen Fasern viel schwieriger zu verfolgen, und aus gewissen Gründen auch schwerer zu erschließen. Schlingen werden besonders in der Flasche längs des einen Randes sowohl, als auch in dem Kopfe derselben gar nicht selten angetroffen. Natürlich wiederholt sich hier dieselbe Frage wie bei dem Acusticus des Frosches. Mehrmal verfolgte ich beide Schenkel der Schlinge sehr weit zurück gegen den Stamm; durch die Pigmentlage hindurch ist aber keine Möglichkeit, eine Faser im Auge zu behalten.

So sind wir gezwungen, zu Schlußfolgerungen unsere Zuflucht zu nehmen, müssen jedoch vorher erwähnen, daß sowohl längs des horizontal gelagerten Theiles des Knorpelrahmens gegen die darüber gespannte Membran hin, als in dem Kopf der Flasche Fasern vorkommen, welche keine Schlingen bilden. Diese verschwinden, so viel bis jetzt beobachtet werden konnte, ganz allmälig in ihrer nächsten Umgebung. Unter einer unzähligen Menge von Primitivfasern und bei vollkommen mit Essigsäure aufgehellten Objecten konnte ich bis jetzt keine einzige Faser finden, bei welcher ich auch nur im Zweifel geblieben wäre, ob sie sich theilt oder nicht; niemals beobachtete ich eine Theilung, so sehr ich auch nach dem, was ich bei dem Fisch gefunden hatte, darauf rechnete.

Nun kehren wir zu unserer Frage zurück, ob nämlich daran gedacht werden kann, daß der rückläufige Schenkel einer beobachteten Schlinge wirklich in dem Stamme das Centrum erreichen könne, ob diese Schlinge also als terminale könne betrachtet werden? Im Ramus cochlearis des Stammes vor dem Eintritt in den erweiterten Flaschentheil maßen die Fasern zwischen 0,005760‴ und 0,002304[1]); in einem Bündel desselben Zweiges in der Flaschenerweiterung 0,004896; Fasern nahe ihrer Endigung an derselben Stelle 0,001152; Fasern an ihrem äußersten Ende 0,000432. Die Schlingengipfel besaßen nie die letzteren geringen Durchmesser, sondern hielten sich nahe der Zahl 0,002304. Da nun solche Fasern auch im Stamme

[1]) Hiezu wurde der ausgezeichnete Meßapparat des Merz'schen Instrumentes unserer Akademie benutzt.

Digitized by Google

gefunden wurden, so blieb es natürlich zweifelhaft, ob diese Fortsetzungen rückläufiger Schenkel, oder in der Verschmälerung begriffene entgegengesetzt verlaufende Fasern waren. Die Annahme von Terminalschlingen bleibt hier also zum mindesten nicht grundlos.

Bei den Säugethieren und dem Menschen wählte ich besonders die Nervenausbreitung auf dem Spiralblatt der Schnecke, weil die geringsten mechanischen Vorbereitungen nöthig sind, um sie zur Anschauung zu bringen; nur die sehr enge Aneinanderlagerung der einzelnen Fasern erschwert die Beobachtung etwas. Theilungen finden sich wenigstens bestimmt nicht an den Fasern, welche bereits näher der gezahnten Platte gekommen sind. Aber auch von Schlingen, wie sie selbst in der Vogel-Flasche gefunden werden, zeigt sich hier nichts. Kommen Schlingen vor, so liegen ihre beiden Schenkel äußerst nahe an einander, oder vielmehr übereinander, wenn man jenen hirtenstabförmigen Krümmungen, wie sie (Tab II. Fig. 11) bei dem Menschen sehr häufig beobachtet worden sind, überhaupt die Deutung von Schlingen geben, und sie nicht wirklich für freie Enden halten will. Bei der Maus waren diese steilen Schlingen mit *senkrecht* über einander liegenden Schenkeln unzweifelhaft.

Daß die Fasern im Stamme des Acusticus dicker sind als bei ihrer Ausbreitung, findet man bei allen Thieren; daß während der letzteren eine allmälige Verfeinerung stattfindet, geht aus den oben mitgetheilten genauen Messungen hervor[1]). Ist die Dickenzunahme bei dem Uebertritt der Fasern in den Stamm selbst aber eine stetige, oder geschieht sie plötzlich, oder vereinigen sich hier mehrere in eine, d. h. findet an dieser Stelle vielleicht eine Theilung statt so, daß ein Büschel von 3 — 4 Fasern aus einer Stammfaser hervorgeht, wie R. *Wagner* dies in dem elektrischen Organ des Zitterrochen nachgewiesen hat?

Den Verhältnissen der Durchmesser nach, wäre so etwas bei dem Fische zu erwarten, und einmal glaubte ich auf Zusatz von Sublimatlösung dergleichen gesehen zu haben. Chromsäurepräparate, welche ich sonst sehr geeignet fand, ließen mich an anderen Exemplaren Derartiges nicht wieder auffinden. Gerade an dieser wichtigen Stelle liegt nämlich eine scharf abgeschnittene Pigmentlage (Tab. II. Fig. 6). Vor ihr sind die dicken, hinter ihr gleich die dünn gewordenen Fasern, und der Versuch, mechanisch hier einzudringen, bringt eine solche reiche Quelle von Täuschungen, daß man sofort von ihm absteht. Bei dieser Rathlosigkeit muß ich eines öfters gemachten Fundes gedenken. Eine kurze Strecke nämlich, ehe die dicken Fasern in die Gegend kommen, wo die dünnen ihre Geflechte beginnen, bemerkte ich bei mehreren Fischarten, ohne irgend welchen Zusatz als Blutserum oder Zuckerwasser und ohne alle Anwendung von Druck, den geronnenen Theil des Nerveninhaltes mit nicht ganz scharfer Gränze aufhören (Tab. II. Fig. 5 *a*), dagegen an seiner Stelle mehrere scharfe parallele Linien mit hellen Zwischenräumen, noch eingeschlossen in den Gränzen der Nervenscheide. Will man diese Linien nicht als künstliche Falten der Scheide deuten, was deßhalb schwierig ist, weil man sich die Austreibung des Nerveninhaltes aus so beträchtlichen Strecken ohne Anwendung von Druck und ohne Verkleinerung des Durchmessers der Nervenscheide nicht gut vorstellen kann, so liegt

---

[1]) Im Meatus auditorius nahe ihrem Durchgang durch den Tractus spiralis foraminulentus 0,003‴, auf der Lamina spiralis 0,0015‴ an ihrer Endigung, wo sie bereits marklos sind, 0,0011‴ (*Corti*).

Digitized by Google

vielleicht die Annahme nicht fern: die Nervenscheide der dicken Fasern beginne hier sich in drei bis vier Scheiden der dünnen zu spalten. So viele fänden sich in unmittelbarem Zusammenhang mit den dicken, und ebenso vielmal überträfe auch der Durchmesser der letzteren den der ersteren. Ich verwahre mich aber, diese Art des Ursprunges der dünnen demonstrirt haben zu wollen, deutete damit nur die etwaige Möglichkeit desselben an, und bekenne, daß ich den unmittelbaren Uebergang der dicken in die dünnen bis jetzt mit völliger Sicherheit noch nicht habe beobachten können.

Bei den Säugethieren verlieren die Primitivfasern plötzlich ihre doppelten Contouren, wodurch sie sich mit einemmal beträchtlich verfeinern. Dieses geschieht auf der tympanischen Fläche der Lamina spiralis unter der Habenula denticulata, wo z. B. bei der Katze der Durchmesser einzelner Fasern von 0,014 auf 0,0011 plötzlich sank. Hier läßt sich der Uebergang der dickeren in die dünneren direct beobachten, wobei jedoch keine so beträchtliche Verschmälerung eintritt, wie dieses bei den Fischen der Fall ist.

Die Zellenlage des Acusticus findet sich in dem Gehörorgan aller Wirbelthiere. Die Zellen sind bald mehr auf ein bestimmtes Bezirk der Nervenausbreitung beschränkt, wie z. B. in der Schnecke der Säugethiere, bald unregelmäßiger auf und zwischen den Fasern des Acusticus zerstreut, wie in den Ampullen beim Fische, in der Flasche des Vogels. Diese Zellen messen bei dem Hecht im Mittel 0,006 — 0,015‴, haben einen deutlichen Kern und ein oder mehrere Kernkörperchen. Sie sind hier granulirt, rundlich, häufig mit deutlichem einfachen oder mehrfachen Fortsatz versehen. Sie können nicht verwechselt werden mit den Epithelialzellen, welche als ein äußerst zartes selbstständiges Stratum das Labyrinth dieser Thiere auskleiden, auch nicht mit Pigmentzellen, zu welcher Verwechselung ihr körniger Inhalt verleiten könnte, denn das Pigment ist hier durchweg sternförmig, und liegt in der Nähe des Nerven in einer ganz anderen Ebene als jene Zellen. Die Fortsätze dieser, so wie ihr an die Nervenausbreitung gebundenes Bereich, läßt, zusammengehalten mit Beobachtungen an anderen Wirbelthieren, keine andere Deutung zu als die: daß diese Gebilde Nervenelemente, Ganglienzellen mit Fortsätzen sind, welche ich nur ein paar Mal im Zusammenhang mit den doppelcontourirten Nervenfasern gefunden habe (Tab. II. Fig. 3 *e*), wo auf der einen Seite eine dunkelrandige Faser abging, nach der entgegengesetzten eine markloſe, von der es zweifelhaft blieb, ob sie in eine markhaltige überzugehen in Begriff war oder nicht.

Der Analogie nach darf man, glaube ich, schließen, daß das letztere wie bei den Säugethieren der Fall ist, zumal bipolare Nervenzellen mit doppeltem Faserursprung bei den Fischen sonst auch häufig und viel häufiger beobachtet werden können als bei den Säugethieren. Ob jedoch gar keine freien Nervenzellen hier anzutreffen sind, bleibt noch dahingestellt.

Aehnliche Gebilde finden sich in der Flasche des Vogels; hier sind sie aber etwas größer, zeigen jedoch nicht immer körnigen Inhalt, sind blaß mit scharf contourirtem Kern und dunklen Kernkörperchen versehen, so wie mit Fortsätzen, an deren einem ich einigemale Bifurcationen wahrnahm (Tab. II. Fig. 13 *Ab*). Von der Faser *a* muß ich es zweifelhaft lassen, ob sie im Begriff stand, eine wahre Nervenfaser zu bilden. Diese Zellen liegen über der Nervenausbreitung unter einem Stratum blasser vollkommen durchsichtiger gegen einander abgeplatteter Zellen (Tab. II. Fig. 6 *aa* und Fig. 8 *a*), über welchen selbst die Otolithen gelagert sind.

Ein Bild, welches mir hier auf Zusatz von Essigsäure einigemale ent-

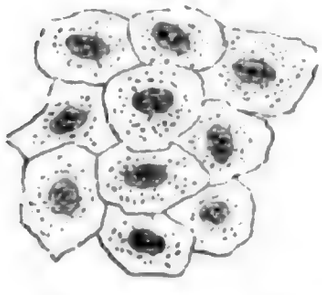
Digitized by Google

gegentrat, habe ich auf Tab. II. Fig. 13 *B* wiedergegeben, und zwar mit all der Unbestimmtheit, welche durch die allseitig hereinschleichenden und sich durchkreuzenden feinsten Fasern erzeugt wurde. Vollkommen deutlich war ein Häufchen Kerne mit Kernkörperchen, umgeben von einer granulirten Masse, von der eine äußerst fein gestreifte Faser *a* nach der einen Seite, eine ramificirte Faser *b* nach der anderen zu verfolgen war; die weiteren begränzenden Umrisse der granulirten Masse waren von den feinsten Nervenfasern *c* verdeckt. Sollte hier unter dem Fasergewirr eine mit Fortsätzen versehene Nervenzelle mit mehrfachem Kern gelegen sein, wie dergleichen so häufig an einzelnen Stellen der Centralorgane gefunden werden? —

Auf dem Spiralblatte der Säugethiere ist die Zellenlage des Acusticus in bestimmte Gränzen eingeengt, und bildet eine Art Zone längs der ganzen Spiralplatte (Habenula ganglionaris laminae spiralis cochleae, Corti), ungefähr 0,2‴ — 0,13‴ diesseits der Nervenendigung. Es sind hier die Zellen äußerst blaß, fein granulirt, von ovaler Gestalt; sie maßen beim Kalbe 0,0059‴—0,0068‴ [1]), bei der Katze 0,006‴—0,009‴ in der Breite, zeigten sich außerordentlich leicht zerstörbar, überhaupt den Nervenzellen der Retina sehr ähnlich. Man findet hie und da die meist nach zwei Richtungen abgehenden Fortsätze der Nervenzellen in markhaltige Nervenfasern übergehen; allein es läßt sich nicht sagen, ob alle Nervenfasern des Acusticus vor ihrer Endausbreitung auf dem Spiralblatt von solchen Nervenzellen gleichsam unterbrochen werden, oder ob nicht auch ganz freie Nervenzellen hier zwischen die Fasern gelagert sind.

Diese Zellen (Tab. II. Fig. 14), so wie ganz ähnliche ebenfalls länglich runde mit Kern und Kernkörperchen und sehr zarten Fortsätzen versehene in den Ampullen, wie sie bei dem Kaninchen 0,0058 — 0,014‴ maßen, sind nicht zu verwechseln mit den mehr regelmäßig begränzten polyedrisch gegen einander abgeplatteten, ganz fein granulirten Epithelialzellen (Fig 74) mit ihren großen, das Licht sehr stark brechenden ovalen Kernen und mehrfachen Kernkörperchen, welche die ganze Innenfläche der Schnecke sowohl, als der Bogengänge auskleiden, und häufig beträchtlich größere Kerne (0,004 — 0,005‴) besitzen als an anderen Stellen, wo die Durchmesser der Zellen zwischen 0,007‴ und 0,009‴ schwankt, der der Kerne in der Längsachse 0,003‴, in der Querachse 0,002‴ beträgt. Pigmentkörner werden hie und da in ziemlicher Masse in diesen Zellen angehäuft getroffen.

Fig. 74.



Auch in dem Stamme des Acusticus trifft man an verschiedenen Stellen Nervenzellen in nicht unbeträchtlicher Menge eingestreut. Corti läugnet ihre Gegenwart im Ramus cochlearis vor der Habenula ganglionaris. Ich muß aber Pappenheim [2]) beistimmen, der auch in diesem Zweige vor seiner Endausbreitung Nervenzellen beobachtet hat; ich habe sie ebenfalls in ihm und mehreremale mit doppelten Faserursprüngen gesehen. Corti scheint mir stillschweigend vorauszusetzen, daß die Gegenwart von Nervenzellen in der Endausbreitung die Einschaltung und das Vorkommen von Nervenzellen im Stamme ausschließe. Dem stünde aber noch gegenüber, daß in den Ampullen

[1]) Corti bestimmte ihre Größe im Allgemeinen schwankend zwischen 0,0066—0,0097‴ in der Breite und 0,010—0,016‴ in der Länge; die Größe ihres Kernes schwankend zwischen 0,006—0,007‴, ihres Kernkörperchens zwischen 0,0014—0,0015‴.

[2]) Pappenheim, spezielle Gewebelehre des Gehörorganes p 62.

Digitized by Google

ebenfalls Nervenzellen angetroffen werden, obwohl sich auch in dem Nervus ampullaris diese Gebilde finden. — Die Ganzlienzellen der Intumescentia ganglioformis Scarpae zeichnen sich hauptsächlich durch ihren Pigmentinhalt und ihre dicke mit ovalen Kernen besetzte Hülle aus.

So hätte ich die mir gestellte Aufgabe, einigen histologischen Problemen weiter nachzugehen, durch ziemlich mühevolle Untersuchungen, so weit mir möglich und hier erforderlich, zu lösen gesucht. Bei der Schwierigkeit des Gegenstandes ist es nicht zu verwundern, wenn die Beobachtungen noch manche Lücken gelassen haben, welche auszufüllen für die feinere Anatomie allerdings von Interesse, vorläufig jedoch deßwegen nicht so sehr fühlbar für die Physiologie des Gehörorganes ist, weil uns noch anderweitige Mittel zu der gehörigen Verwerthung fehlen.

Begnügen wir uns deßhalb hier damit, das Vorliegende unter die geeigneten physiologischen Gesichtspunkte zu bringen.

2) Theoretische Bemerkungen.

Abstrahiren wir wegen des noch räthselhaften Baues des Olfactorius von dem Geruchsorgan, so bleiben uns Auge und inneres Ohr als zwei ihrer Entwickelungsweise nach eng verschwisterte Organe, welche auch hier gemeinschaftlich zu betrachten nicht ohne Interesse sein dürfte. Gilt von den anderen Nerven das Gesetz, daß sie bei ihrer Entwickelung niemals aus Rückenmark und Gehirn hervorwachsen, sondern da entstehen, wo sie später liegen, so kann man von dem Seh- und Gehörnerv unbedenklich sagen, sie wachsen aus dem Gehirn und zwar als Ausstülpungen des Medullarrohres hervor. Die beiden Gehörbläschen in der Mitte der ursprünglich hintersten der drei Erweiterungen des Medullarrohres charakterisiren sich als solche unverkennbare Ausstülpungen schon sehr frühzeitig. Ihr Inhalt wird theils differenzirt zu Nerven, theils zu Zellen, zu Fasern ꝛc., theils zur Endolymphe. Die Wandung der bläschenartigen Ausstülpung wandelt sich zu dem häutigen Labyrinth um, also zur schützenden Hülle für den theils flüssigen, theils in zartere Gebilde umgewandelten Inhalt, von einem außerordentlich reichen und engmaschigen Gefäßnetz umsponnen.

Vergleicht man damit die Entwickelung des Auges, so sieht man hier eine ganz ähnliche Differenzirung der ursprünglichen Massen in Sclerotica und Cornea, als schützende Hüllen, zugleich aber optischen Zwecken entsprechend in andere Formen gegossen, als die anfängliche Kugelgestalt des Bläschens war, wie bei dem Ohre dieselbe, akustischen Zwecken zu liebe, nur noch künstlicher in Vorhof, Bogengegänge und Schnecke umgewandelt werden mußte.

Ein anderer Theil wird hier zur Retina, wie dort zur Ausbreitung des Acusticus, und der Rest des Bläscheninhaltes erfährt auch da die geringste Umwandlung als Glaskörper und Augenflüssigkeit. Die Otolithen der Fische umgiebt eine äußerst zähe albuminreiche Masse, welche wenigstens um den großen Gehörstein der Fische herum, ähnlich wie bei dem Glaskörper, in völlig structurlosen Häuten eingeschlossen ist. Mittelst Chromsäure und essigsaurem Blei lassen diese sich auch hier zur Anschauung bringen. Der Vergleich reicht aber noch weiter und zeigt, wie leicht zu gleichen Endproducten geführt wird, was einem anfänglich gleichen Bildungstrieb ausgesetzt oder, besser gesagt,

Digitized by Google

bei seiner anfänglichen Entstehung den gleichen oder annähernd gleichen Bedingungen unterworfen war.

Denn gewiß scheint uns das Pigment ebenso zwecklos im Ohr, als deponirter Kalk im Auge, und doch finden wir das erstere durch alle Classen der Wirbelthiere bis herauf zu den Säugethieren, und den Kalk deponirt in dem Tapetum der Fische, der auch nicht selten bei reißenden Thieren an derselben Stelle, wenn freilich nur pathologisch, gefunden wird. Wer an Zufälligkeiten in der Natur, natürlich im beschränkten Sinne, nicht glaubt, sondern behauptet, daß Alles bis ins Kleinste hier seinen ganz bestimmt berechneten Zweck habe, wird uns den Beweis der Nothwendigkeit des Pigmentes im Ohre, der bei dem Auge so leicht zu führen ist, wohl noch lange schuldig bleiben müssen; jetzt, wo wir den Zweck des Pigmentes an anderen inneren Theilen überhaupt noch nicht kennen, bleibt nichts übrig, als die Annahme, daß es *neben* den integrirenden Theilen im Ohre entstanden ist, weil die zu seiner Entstehung nothwendigen Bedingungen hier, wenn auch nicht in *dem* Maaße vorhanden waren als im Auge.

In einem sehr wesentlichen Punkte kommen beide Organe weiter zusammen, nämlich in der ganz eigenthümlichen gegen andere Hirnnerven exceptionellen Stellung ihrer Nerven, welche schließlich unter einem allgemeineren Gesichtspunkte betrachtet werden muß.

Diese Eigenthümlichkeit ist am deutlichsten bei dem Opticus ausgesprochen, und bei dem Acusticus ebenfalls nicht mehr zu läugnen. Sie besteht in der Zumischung solcher Nervenelemente zu der peripherischen Faserausbreitung, wie sie in dem Gehirne gefunden werden. Außer den Nervenfasern findet sich in der Retina nach innen von der Stäbchenschicht eine Lage weiterer Nervenelemente: freie dunkelcontourirte, rundliche Kerne, welche mit denen der rostfarbnen Lage der grauen Rinde des kleinen Gehirns vollkommen übereinstimmen[1]); zwischen diesen und der Faserschicht und theilweise auch in dieser liegen weiter fein granulirte, birnförmige oder rundliche, auch polygonale Ganglienzellen mit ramificirten Fortsätzen, ähnlich wie sie ebenfalls und zwar zunächst in der grauen Substanz des Cerebellum vorkommen.

So entspräche hier also genau die äußere Lage der Retina der Rindensubstanz des Gehirnes, selbst in Beziehung auf die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Nervenelemente zu einander, was allein aus der ursprünglichen Entwickelungsweise dieser Theile zu erklären ist.

Wir müssen demnach die Retina als ein Centralorgan betrachten, so lange man nämlich ein solches im anatomischen Sinne durch die gleichzeitige Gegenwart von Fasern und Nervenzellen dazu gestempelt erachtet, und der Opticus verhielte sich zu diesem und dem anderen Centrum, nämlich dem Gehirn, wie eine Commissur.

Die Entwickelungsweise des Acusticus und einzelne mikroskopische Anhaltspunkte zeigen, daß bei ihm ähnliche anatomische Verhältnisse obwalten, und gestatten schon jetzt gewisse Reflexionen auf ihn auszudehnen, welche sich bei den ganz klar vorliegenden Verhältnissen des Opticus von selbst aufdrängen.

So gewiß als die Uebertragung der Erregung einer Faser auf weitere nicht die einzige Aufgabe der Nervenzellen und ihrer functionellen Verknüpfung

---

[1]) Kölliker, mikrosk. Anat. II. p. 518.

Digitized by Google

mit den Nervenfasern ist, so gewiß haben sie doch unter anderen diese. Wozu sollte nun in dem Auge der so äußerst fein berechnete Apparat zum Entwerfen des Bildchens auf der Netzhaut, wenn schon auf ihr, was mühsam auf einen ihrer Punkte gelenkt worden ist, in seiner Wirkung sofort auf eine Mehrzahl von Punkten wieder geleitet würde, um dann erst auch bei möglichst geordnetem Faserverlauf dem Sensorium zugebracht zu werden? Wir haben Eingangs, p. 314, schon einer ähnlichen Frage Lotze's gedacht, welche er bei Ueberlegung des verwickelten Faserverlaufes im Stamme des Sehnerven und seines Chiasmas aufgeworfen hat.

Wüßte man von dem Vorkommen centraler Elemente in der Retina nichts, so könnte bis zu einem gewissen Punkt jene Frage Lotze's dadurch beseitigt werden, daß man annähme, es fände im Gehirn nur eine der räumlichen Anordnung der Nervenfasern in der Peripherie genau entsprechende zweite statt: dann wäre auch die größte Verwirrung der Fasern im Nervenstamme vollkommen gleichgültig. Jetzt aber wären diese Beziehungen zwischen Peripherie und Centrum noch viel räthselhafter, wollte man an der Ansicht festhalten, als könne die Seele nur ihren Sitz im Gehirn haben. Dieser durch nichts begründeten Ansicht gegenüber muß dem anatomischen Befunde entsprechend vielmehr behauptet werden, daß die ganze Gesichtsvorstellung auf der Netzhaut zu Stande gebracht wird, und daß die Bahn zwischen ihr und dem Gehirn nur die Rolle einer Vermittelung zwischen Vorgängen hier und Vorgängen dort zu spielen hat. Man werfe nicht ein: »dann muß ein Auge exstirpirt, noch ebensogut Gesichtswahrnehmungen haben, als bei seiner Verbindung mit dem Gehirn« — denn ich kann dies vollkommen zugeben, so gut ich bei decapitirten Thieren noch die Reizempfänglichkeit ihrer sensitiven Nerven, an den durch einen Reiz auszulösenden Reflexbewegungen meßbar, annehmen muß, allein das Bewußtwerden der Eindrücke, die Einverleibung ihrer psychischen Wirkung in das Allgemeine des geistigen Lebens hängt nicht von der Integrität des einzelnen Theiles, sondern des Ganzen ab. Das Bewußtwerden eines sinnlichen Eindruckes kann auch die vollkommenste Organisation, der sublimste Stoff eines Sinnesorganes oder des Gehirnes nun und nimmer bedingen; das Bewußtsein hat also weder ein Organ im Hirne noch eines im Auge, oder sonst wo, sondern ist ein Resultirendes aus einer Summe geistiger Vorgänge, welche an den verschiedensten Punkten des Körpers und deren unter einander zusammenhängenden Vorgängen, dem bestimmten Gesetze der Verknüpfung von Leib und Seele entsprechend, sich anspinnen können. Nicht darum sieht ein exstirpirtes Auge nicht, weil es in demselben Augenblicke von dem Sitze des Bewußtseins abgeschnitten worden, noch sieht es für sich, weil an ihm ein Stückchen Seele und Bewußtsein haften geblieben, sondern es sieht nicht, weil es aus der Verknüpfung leiblicher Organe gerissen ist, welche der geistigen Verwerthung und Uebermachung für das Bewußtsein nothwendig unterbreitet sein muß. Es klebt ein phrenologischer Beigeschmack an dem Worte Centralorgan, welchen zu tilgen auch die neuen Funde der mikroskopischen Anatomie auffordern. Wie sie uns lehren, in dem Gehirne nicht ein Centrum, sondern eine Summe derselben zu sehen, so sehen wir auch solche außer der Schädelhöhle an der sogenannten Peripherie, ebenso bedeutungslos für das Bewußtsein an sich hier wie dort, und gleich bedeutungsvoll für dasselbe in ihrer organischen Verknüpfung.

Ich mußte hier diese Bemerkungen machen, um die Ansichten zu begründen, welche ich durch die Untersuchung des Acusticus in Beziehung nicht allein

Digitized by Google

auf die durch ihn vermittelten Sinneseindrücke, sondern in Beziehung auf diese überhaupt gewonnen habe. Liegt an der Nervenausbreitung im Sinnesorgan das Sinnescentrum, wenn ich diesen Ausdruck brauchen darf, und an dem Ursprung des Nervenstammes sein Hirncentrum, so wird die Stellung des Stammes zu beiden eine andere als bisher, wo man ihm eine exclusiv centripetale Leitung zugeschrieben hat. Fassen wir ihn als Commissur zwischen Hirn- und Sinnescentrum auf, so ist die Richtung seiner Thätigkeit ihrem Wesen nach natürlich immer centripetal, aber möglicherweise auch der entgegengesetzt, welche man bisher so bezeichnete. Dann wird auch der verworrene Faserverlauf in ihm und die Theilung seiner Primitivfasern wenigstens darum nicht unverständlicher, weil darunter die Repräsentation der räumlichen Beziehungen afficirter Punkte im Sinnesorgan und Hirn nothwendig leiden muß, wenn auch gleich die Nothwendigkeit einer Faserung des Stammes vorläufig noch ebenso unerwiesen bleibt, als Lotze sie hingestellt hat. Unsere Auffassungsweise des Zusammenhanges von Leib und Seele gestattet uns aber auch nicht, in diesem Stamm die Bahn zu suchen, auf welcher die Seele dem Sinnescentrum auf ein Signal gleichsam zueilte, um die hier einlaufenden Perceptionen entgegenzunehmen, wohl aber ließe sich denken, daß auf derselben Bahn allerdings zuerst ein signalisirender Proceß zu den Centren des Gehirns fortgeleitet würde, auf welchen hin von den letzteren aus auf derselben Bahn vielleicht in anderen Fasern wieder Impulse zu dem Sinnescentrum gebracht werden könnten, welche in diesem einen geeigneten Zustande nicht allein zu der Aufnahme des sinnlichen Eindruckes, sondern gleichzeitig zu der nothwendigen Verknüpfung der Vorgänge dort und im Hirn hervorriefen. In diesem Sinne glaube ich die Bezeichnung Commissur für den Stamm des Sinnesnerven rechtfertigen zu können.

Demzufolge hätten wir schon in das Sinnesorgan selbst die Vollendung der sinnlichen Auffassung zu verlegen, welche mit der Summe aller weiteren Geistesoperationen, so weit sie über somatischen Vorgängen schwebend erhalten werden, durch die Nervenbahn des Stammes und seine Verknüpfung mit Centren des Gehirns in Zusammenklang und dadurch erst zum Bewußtsein käme. Wir fänden die Nothwendigkeit einer Faserung des Stammes weniger durch die locale Affection gewisser Punkte der Nervenausbreitung bedingt, welche in ihrer räumlichen Beziehung zu einer zweiten, dritten ꝛc. durch die isolirte Leitung der Primitivfasern zu erhalten wäre, als vielmehr dadurch, daß die Centralorgane nicht Punkte, sondern Massen sind, deren verschiedene Punkte wenigstens bezirksweise durch je eine Faser ihre Vertretung finden müssen, und durch eine gewisse Menge von Fasern vielleicht deßhalb, weil die einzelnen centralen Bezirke in Beziehung zu dem ganzen, so äußerst complicirten Nervenmechanismus im Gehirn unmöglich gleiche, sondern nothwendig verschiedene Bedeutung haben. Demnach wäre die Faserung nothwendig für den Vorgang im Gehirne, welcher ganz anders sein kann, als der in den Nervenapparaten der Sinnesorgane, und nicht für das Abpunktiren desselben in den letzteren zum Entwerfen des Spiegelbildes in ersterem. Da wir nicht wissen können, ob je eine Faser abwechselnd oder gleichzeitig nach zwei Richtungen hin ihre Erregung fortzupflanzen im Stande ist, manches für das Gegentheil spricht, so wäre denkbar, daß eine Faserung aus dem Grunde stattfinden müßte, um verschiedene Bahnen für das Fortschreiten der Erregung in verschiedenen Richtungen zu gewinnen.

Endlich bekommen für uns neuerdings auch wieder Terminalschlingen

Digitized by Google

im Acusticus von diesem Gesichtspunkte aus einige Wahrscheinlichkeit, wenn wir Folgendes überlegen:

Es ist eine Unmöglichkeit, von jeder einzelnen Faser des Acusticus mit Bestimmtheit zu sagen wie sie endet. Schlingen sind vorhanden, bei vielen kann beobachtet werden, daß es keine Terminalschlingen sind, bei vielen kann dieses nicht bewiesen werden. Haben wir durch die Beobachtung von Verästlungen einzelner akustischer Fasern oder motorischer und sensibler Fasern der Rückenmarksnerven schon Boden genug für die Behauptung gewonnen, daß in dem Acusticus gar keine Schlingen als Endigungsweise vorkommen? ich glaube aus mehreren Gründen: Nein. Die Entwickelungsart des Acusticus ist wie die des Opticus eine so wesentlich verschiedene von der der Rückenmarksnerven, daß wir von der Endausbreitung der letzteren nicht mit gutem Recht ohne Weiteres auf die der ersteren zurückschließen können. Sind nun auch in diesen Verästlungen, wie dort nachgewiesen, so bleibt der Möglichkeit immer noch Raum, daß neben der Verästlung noch eine andere Endigungsweise gegeben sei, um so mehr, als neuerdings ganz bestimmt die Existenz der Schlingen in den Hemisphären des ganzen Gehirnes von Kölliker behauptet wird[1]).

Ließen sich also Terminalschlingen mit ganz vollkommner Sicherheit in dem Acusticus oder Opticus nachweisen, so hätten wir darin nur einen weiteren Beweis für die centrale Natur ihrer Umbiegungsstellen. Die Schlingen hätten hier auch weniger Unbequemlichkeit für die physiologische Deutung, wenn wir den ganzen Nervenstamm als eine Commissur zweier Centralorgane auffassen. Ihre Aufgabe wäre dann, zwei Punkte des einen mit einem einzigen des anderen in Rapport zu setzen, wobei der letztere in dem Sinnescentrum, die ersteren in dem Hirncentrum gelegen wären, ebenso wie bei der offenbar auch vorkommenden Theilung ein gleicher Zweck vorausgesetzt werden muß, nur mit dem Unterschiede, daß hier der eine Punkt im Hirncentrum die Multipla der aus der Theilung hervorgegangenen Punkte in dem Sinnescentrum gelegen wären. So viel sieht man wenigstens ein, daß die Theilung der Primitivfasern besonders im Opticus (wo sie von Hassall ebenfalls gefunden wurden), aber auch im Acusticus bei der früher angenommenen Function des Nervenstammes als bloßen Conductor für die peripherische Erregung der Einzelpunkte, der Deutung noch viel größere Schwierigkeit in den Weg wirft als die Schlingenbildung, und zugleich ist uns die Faserung des Stammes dadurch werthvoller geworden, daß durch sie ein und derselbe Total-Effect im Sinnesorgan zu einer Vielheit von Processen im Gehirn in Beziehung gesetzt wird, wodurch eben erst die gehörige Breite für die das Bewußtwerden des sinnlichen Eindruckes begleitenden Vorgänge in dem Sensorium gewonnen werden kann.

Das allmälige sich Verlieren der Fasern ohne Theilung und ohne Terminalschlingen, was bei jedem unserer Objecte bald an mehr, bald an weniger Exemplaren wahrgenommen werden konnte, darf uns auch nicht mehr so auffallen, nachdem wir die Parallele zwischen Sinnes- und Hirncentrum aus der Entwickelungsweise des Hörnerven und seinem mikroskopischen Verhalten an der Endausbreitung gezogen haben. Ganz ähnliche Verhältnisse trifft man so häufig, ohne daß man in dem einen oder anderen Fall bis jetzt eine annehmbare Deutung dafür hätte aufstellen können, in dem Gehirn,

[1]) Mikrosk. Anat. II. p. 478.

Digitized by

wo das Endschicksal einer solchen Faser auch noch ein anatomisches Problem ist. Läßt sich endlich v. Heßling's Beobachtung einer Theilung der Fasern im Gehirn wenigstens der niederen Wirbelthiere (z. B. Fische) und ausschließlich dieser Thiere retten, so wäre die in dem Gehörorgan gerade derselben Thiere unzweifelhafte Theilung der Nervenfasern gegenüber ihrem Fehlen bei höheren Thieren noch von größerem Interesse.

3) Hörnerv und Schallwelle.

Ehe wir zu der geistigen Verwerthung der Schalleindrücke übergehen, müssen wir jetzt noch einige allgemeinere Verhältnisse der Schallwellen im Ohr zu seinem Nerv berücksichtigen. Außer der Qualität der Empfindung, welche einem Anschlagen der Schallwelle an dem Gehörnerv folgt, ist von diesem möglicherweise noch abhängig: die Intensität der Empfindung, die Unterscheidung des Punktes, welcher allein oder zumeist afficirt wurde, also die Unterscheidung der Richtung, endlich die Distinction verschiedener Schalle von einander: also die Schärfe des Gehöres. Von diesen drei Dingen sind vielleicht die beiden ersten mitbedingt durch die anatomische Anordnung der einzelnen Partien des Nerven, das letztere dagegen kann niemals hievon abhängen, wie es bekanntlich bei dem Opticus und den Tastnerven der Fall ist.

Die Intensität einer Empfindung steht bei gleicher Reizempfänglichkeit erstens in geradem Verhältniß zu der Gewalt des erregenden Impulses, zweitens zu der Summe von Primitivfasern, welche der Reiz trifft, und nur dies letztere kann hier in Betracht gezogen werden. Die anatomischen Untersuchungen haben ergeben, daß der Nervenreichthum nicht in allen Abtheilungen des Labyrinthes gleich groß ist. Kaum dürfte anzunehmen sein, daß verschiedene Intensitätsgrade ein und desselben Schalles dadurch zur Perception kommen sollen, was, wenn die Thätigkeit der verschiedenen Bündel gesondert aufgefaßt werden könnte, zuletzt den Eindruck nicht Eines Schalles, sondern mehrerer ungleich intensiver erzeugen würde. Von dem scheint gerade das Entgegengesetzte bezweckt zu werden: nämlich die Intensität des Eindruckes in den verschiedenen Abtheilungen möglichst zu nivelliren; dieser Annahme wüßte ich nur eine Thatsache entgegenzustellen, welche vielleicht noch eine Compensation erleidet, so daß wenigstens im Allgemeinen jene Annahme gerechtfertigt ist. Wo eine Schnecke gefunden wird, hat diese offenbar den größten Reichthum an Fasern, in den Vorhofsäckchen der Fische finden sie sich wohl sehr weit ausgebreitet, aber mit einem verhältnißmäßig magern Maschenwerk.

In den Ampullen liegen sie dicht beisammen, die Verbreitung der einzelnen Fasern im Raum ist nicht so bedeutend wie dort, und ihre Zahl ist viel geringer als in der Schnecke. Auf gleiche Raumtheile des Labyrinths treffen also die meisten Fasern in der Schnecke, dann in den Ampullen, zuletzt in dem Vorhof. Nun ist der akustische Apparat nicht wie der optische eingerichtet, Wellenzüge auf sehr kleine Punkte der Nervenausbreitung zu lenken, sondern je eine Welle durchläuft das ganze Labyrinth.

Wir haben früher auseinandergesetzt, daß die Lage des runden Fensters sehr ungünstig für die Schallwellen der Luft ist, und haben der Behauptung Weber's beistimmen müssen, daß die Schnecke hauptsächlich für das Hören der durch die festen Theile des Schädels gehenden Schwingungen bestimmt

d by Googl

sei; wir haben ferner nachgewiesen, daß der Uebergang der Schallwellen an die festen Theile des Schädels und somit auch an die Schnecke sehr erschwert ist, gegenüber den an die Membran des Trommelfelles gelangenden. Dort verliert also auch aus diesem Grund die Intensität des Impulses, welchen sie hier, noch bei weitem weniger geschwächt, in vielen Fällen möglicher Weise verstärkt behauptet. Es liegt also die Annahme nahe, daß in der Schnecke diese Abschwächung des physikalischen Impulses für seine Wirkung auf den Sinn compensirt wird durch eine Multiplication der Fasern an eben dieser Stelle. Halten wir hiemit die weitmaschige Anordnung in den Vorhofsäcken der Fische zusammen, so finden wir hier in physikalischer Beziehung das Entgegengesetze. In diesen Säckchen liegen meist compacte feste Körper, die Otolithen. Diese verstärken die Schallwellen durch Resonanz. Hier also steigerte sich der physikalische Impuls gegenüber dem Impuls, wie er die Nerven in den Ampullen trifft. Eine Rarefaction der Nervenfasern dort könnte die Intensität der Wirkung auf den Grad reduciren, welchen sie hier besitzt. Warum wird aber hier der physikalische Impuls überhaupt verstärkt, wenn seine Wirkung nachträglich nur wieder gemindert werden soll?

Die Intensität der Wirkung hängt theilweise ab von der Summe der Fasern, theilweise aber auch von der Reizempfänglichkeit, welche wir jeder einzelnen Faser zuschreiben müssen. Die Verminderung der Fasern auch bis auf *eine* kann die Aufnahme des Impulses nicht *ganz* vernichten, sondern immer bleibt noch so viel möglich, als diese Eine wenigstens hiefür leisten kann.

Ein äußerer Impuls kann eine so geringe Intensität haben, daß er ohne weitere Verstärkung bei einer gegebenen Reizempfänglichkeit des Nerven diesen gar nicht mehr zu erregen vermag, und dann ist auch die Summe der Nervenfasern gleichgültig, sie mag so groß sein als sie will. Für solche schwache Impulse sind die Otolithen der Fische berechnet; sie haben also überhaupt den Zweck, zur Perception zu bringen, was für diese sonst verloren ginge, und die Nothwendigkeit einer Aequilibrirung der Wirkung auf die Nerven in den Vorhofsäckchen gegen die Wirkung auf die in den Ampullen fällt natürlich ganz weg, wo diese Null ist; sie muß aber sofort wieder eingeleitet werden, wenn die Wirkung auch hier aufzutreten beginnt, und sie wird erzeugt durch das zweite Bestimmungsmoment der Intensität: die Summe afficirter Punkte.

Sind die Impulse, welche die einzelnen Nervenabtheilungen im Labyrinth bekommen bei ein und derselben Schallwelle, die durch dasselbe geht, **unter einander physikalisch an Intensität verschieden, und vermögen jene einzelnen Abtheilungen unter einander vergleichbare Wirkungen im Sensorium zum Bewußtsein zu bringen? Man sieht, daß diese jetzt aufgeworfenen Fragen sich auf die Bestimmung der Richtung beziehen, von welcher wir durch Experimente bis jetzt nur so viel erfahren haben, daß sie nicht unmittelbar von dem Sinnesorgan abhängig ist, sondern erst mittelst Schlußfolgerungen abstrahirt werden kann. Diese Frage müssen wir hier noch einmal vom theoretischen Standpunkt aus ventiliren.**

Es ist eine auffallende Wahrnehmung, daß in den verschiedenen Abtheilungen des Labyrinthes eine so durchgreifend verschiedene Anordnung in Gruppirung der Nervenbündel und Fasern getroffen wird. Eine Verschiedenheit in der Schärfe der Auffassung, d. h. in der Unterscheidung der Töne von einander, kann dadurch nicht für diese einzelnen Theile des Labyrinthes bezweckt werden, weil sie dadurch nicht zu erreichen ist. Denn je einer Fa-

Digitized by Google

ser muß die Energie schon von vorn herein anvertraut sein, Töne von einander zu unterscheiden, und in dem Maaße, als dies der Fall ist, thut sie es auch bei gleicher Stärke des physikalischen Impulses, gleichgültig welchen Verlauf und welche Connexion mit anderen Fasern sie in dem Medium hat, in welchem sie die Tonschwingung trifft; denn die Tondifferenzen bestehen ja nicht in räumlichen Unterschieden, welche durch bestimmte entgegengebreitete räumliche Verhältnisse der Nervenfasern mit verschieden großer Feinheit wahrgenommen werden könnten, sondern in zeitlichen Differenzen, für welche jede räumliche Anordnung an sich gleichgültig ist. Gleichwohl finden wir dieser in dem Gehörorgan eine gewisse Bedeutung beigelegt, welche allein mit den Intensitätsgraden der Empfindung in einen Zusammenhang gebracht werden kann. Liegt in dem Sensorium die Möglichkeit, die Thätigkeit räumlich getrennter Gruppen als (räumlich) getrennte Operationen aufzufassen, so muß ceteris paribus der Eindruck dort am stärksten sein, wo die meisten Fasern liegen, und es würde, wenn der Wellenzug durch das Labyrinth überhaupt nicht auf jeden Punkt desselben gleich, sondern je nach der Richtung seiner Quelle verschieden wirkte, diese Richtung unmöglich in allen Fällen bei einer solchen Anordnung erkannt werden können.

Ist die eben erwähnte akustische Annahme richtig und kommt es weiter nur auf die Summe der Fasern überhaupt an, so ist ferner ein strenges Festhalten an der Faseranordnung wiederum gleichgültig, wenn alles Uebrige als gleich angenommen wird; denn soll die Summe der Fasern der Intensität der Empfindung nützen, so setzt dies voraus, daß die Thätigkeit aller einzelnen Fasern eben summirt, d. h. zu einer einheitlichen zuletzt verarbeitet werde.

Daraus geht hervor, daß der bestimmt markirten Faseranordnung gegenüber die übrigen Theile des akustischen Apparates berücksichtigt sein wollen, in welchen die Faserverbreitung geschieht, wie wir es oben auch gethan haben. Um vom theoretischen Standpunkte aus die Möglichkeit prüfen zu können, ob die Richtung eines Schalles unmittelbar von dem Gehörorgan aufgefaßt zu werden vermag, ist zu entscheiden: 1) ob der Acusticus gesondert die Thätigkeit je dieser oder jener Partie seiner Ausbreitung dem Bewußtsein entgegenbringen könne; 2) ob eine einmal in das Labyrinth gekommene Schallwelle einen ungleich großen Impuls auf die einzelnen Abtheilungen des Labyrinthes ausüben könne, oder stets auf alle den gleichen ausüben müsse.

Ad 1) Es bedarf kaum eines Beweises, daß uns von der räumlichen Ausbreitung unserer Nerven, außer auf anatomischem Wege, nie etwas zum Bewußtsein kommt. Es ist überdies in diesem Werke an verschiedenen Stellen schon besprochen, wie die Raumanschauung wesentlich an Bewegungen oder wenigstens Bewegungs-Erinnerungen geknüpft ist, so daß wir also, wenn wir dem Acusticus die Fähigkeit nicht zugestehen, seine räumliche Ausbreitung zur Perception zu bringen, diesem Sinnesnerv nicht etwa eine Eigenschaft absprechen, welche vielleicht der Seh- oder Tastnerv hätte. Hängt weiter die Vorstellung des Raumes aufs Innigste zusammen mit dem Ort des Nerven, welcher in der Richtung des äußeren Impulses liegt, den das Bewußtsein später wieder localisirt, so muß je nach dieser Richtung der Ort des Nerven verstellt werden können, während alle übrigen Theile um ihn her gleichsam als Visirpunkte stabil sind; was bei dem Augapfel wohl möglich ist, aber scheinbar nicht bei dem unbeweglich eingekeilten Felsenbein, in welchem der Nerv liegt. Doch ist dieser Umstand an sich eigentlich gleich-

Digitized by Google

gültig, weil durch die Bewegung des Kopfes ersetzt wird, was dem Gehörorgan selbst an Beweglichkeit abgeht.

Gehen wir in der Vergleichung weiter, und stellen uns vor, wir hätten ein Gesichtsfeld, in welchem alle Punkte vollkommen gleich deutlich wären, und bei einer vollkommenen Abgeschlossenheit desselben kein Bedürfniß weder mehr als dieses, noch mehr Details an ihm zu unterscheiden, so würden wir offenbar auch kein Bedürfniß haben, die Richtung der einzelnen Objecte durch Bewegungen des Auges zu bestimmen. Von diesen Voraussetzungen existirt aber keine. Im Auge ist eine sehr beschränkte Stelle der Netzhaut, auf welcher das deutliche Sehen zu Stande kommt. Die übrigen Punkte ringsherum geben durch die Unklarheit ihrer Bilder eine bezweckte Aufforderung an ihren Platz dem Object gegenüber, den Ort des deutlichsten Sehens einzustellen, und indem dieses geschieht, wird durch die Bewegung des Auges die räumliche Beziehung dieser beiden Netzhautstellen zu dem einen Punkt des äußeren Objectes hergestellt. Im Ohre giebt es keinen solchen bevorzugten Punkt, sondern, soweit die anatomischen Untersuchungen gediehen sind, ist es bei der Nervenvertheilung auf eine möglichst große Gleichartigkeit der Wirkung eines äußeren Impulses abgesehen. Fehlt aber im Nervenapparat ein solcher ausgezeichneter Punkt, in Beziehung auf welchen das Object, in unserem Fall die Schallquelle, durch Bewegung des Gehörorganes verschoben werden kann, so fällt damit jede Möglichkeit einer räumlichen Bestimmung von vornherein weg. Immer also wird entweder wirklich der Acusticus der einen Seite in toto von dem äußeren Impuls getroffen, oder vorausgesetzt, es könnte physikalisch das Entgegengesetzte hievon eintreten, so nützte es nichts, welche Gruppe von Fasern des Acusticus von ihm ursprünglich getroffen würde, weil keine Möglichkeit vorhanden wäre, die Lagerung dieser Fasergruppe im Raume zu bestimmen.

Wird also der Acusticus wirklich, oder so gut als wirklich, in toto von einer solchen Schallwelle getroffen, so haben wir höchstens noch ein Mittel, die Richtung der Schallquelle zu bestimmen, nämlich aus den Intensitätsgraden des Schalles, welche mit der Drehung des Kopfes wechselt. Dann ist die Richtung fixirt durch die Messung der Kopf-Bewegung, welche nothwendig wird, um von einer beliebigen Stellung aus die Ohröffnung in die Direction der Schallquelle zu bringen. Wie mißlich es aber mit der Bestimmung des Ortes aussieht, wenn man dabei allein auf die Intensität der Wirkung angewiesen ist, welche von diesem Ort ausgeht, sieht man sehr deutlich am Auge. Aus einer freilich sehr großen Masse von Experimenten, welche bei der Erziehung unserer Sinnesorgane unwillkürlich angestellt werden, haben wir uns an den Schluß gewöhnt, daß die Quelle des stärksten Effectes unserem Sinnesorgan am nächsten liege. So häufig auch dies Factum und der daran geknüpfte Schluß richtig ist, so kommen doch sehr viele Fälle vor, in welchen beides nicht mehr zusammenstimmt. Wie gerne versetzen wir einen ungewöhnlich stark beleuchteten Gegenstand in eine zu große Nähe vor uns! Es würde diese Täuschung bei dem Gesichtssinn noch viel häufiger eintreten, als dies wirklich der Fall ist, hätten die sichtbaren Körper nicht neben der Lichtmenge, welche sie uns zusenden, noch eine Menge andere mit dem Auge wahrnehmbare Eigenschaften, durch welche wir jene Täuschung sofort berichtigen. Anders aber ist es bei den gestaltlosen Tönen, an welchen wir keine Eigenschaften weiter mit dem Gehör wahrnehmen können, um uns zu unterrichten, wo ihre Quelle ist; weßhalb denn auch bei diesem Sinne jene Täuschungen ungleich häufiger vorkommen und so unwiderstehlich

sich aufdrängen, daß z. B. der Bauchredner mit Sicherheit auf sie rechnen kann, trotzdem, daß der Hörende vollkommen von dem Obwalten einer Täuschung überzeugt ist.

So brauchen wir also jetzt nicht mehr, wie wir noch Eingangs gethan haben, an die prästabilirte Harmonie zu erinnern, vermöge deren die dem Geiste immanente Raumanschauung allein an den Sehnerv gebunden wäre, dagegen nicht an den Hörnerv, sondern wir sehen die Unmöglichkeit ein, daß dieses geistige Vermögen an der unmittelbaren Thätigkeit des Acusticus anknüpfen könne, haben aber gleichwohl der Behauptung einiger Physiologen wegen diesen Punkt noch von physikalischer Seite zu beleuchten.

Ad 2) Es ist eine von uns oben erörterte Thatsache, daß bei einer gewissen Breite der Schallquelle der Schall in der Richtung des ursprünglichen Stoßes mit größerer Intensität als in jeder anderen fortgepflanzt wird. Die Annahme liegt sehr nahe, daß dieses Vorschlagen der Intensität in einer Richtung auch innerhalb des Labyrinthes noch stattfinde, daß also bald diese bald jene Ampulle, bald die Schnecke oder der Vorhof vorherrschend stark getroffen werde. Vorausgesetzt, es existirte die Möglichkeit, die räumlichen Verhältnisse der Nerven sich bewußt zu machen, so läßt sich leicht zeigen, daß solche Nervenstellen mit den Schallquellen sehr häufig nicht durch senkrecht auf die Nervenausbreitung gestellte Gerade verbunden werden können, wonach wir doch allein die Richtung bestimmen. Abstrahiren wir von den Schallwellen, welche durch die Luft zunächst dem Gehörorgan zugeführt werden, und betrachten diejenigen, welche durch die festen Theile des Schädels in das Labyrinth gerathen. Daß sie auf diesem Weg dahin kommen, setzt voraus, daß die Schwingung groß genug sei, die hemmende Differenz der Dichtigkeit zwischen Luft und Knochen zu überwinden. Ist dies an der Peripherie des Schädels geschehen, so ist unvermeidlich, daß, wenn in der Richtung des ursprünglichen Stoßes keine weitere Knochensubstanz innerhalb des Schädels gelegen ist, die Intensität der Schwingung, wegen der abermaligen Dichtigkeits-Differenz in der schallleitenden Substanz, abgeschwächt werde. Dieser letztere Umstand wird zur Folge haben, daß wohl in allen Fällen alle Theile des knöchernen Labyrinthes von gleich starken Schwingungen getroffen werden, so weit es eben die Homogeneität der Knochensubstanz zuläßt. Von dieser wird also zuletzt mehr abhängen, an welchem Punkte zuerst das häutige Labyrinth von einem stärkeren Impulse getroffen werde, als von dessen ursprünglicher Richtung.

Vernachlässigt man alles dies, und legt der eigenthümlichen Stellung der Bogengänge, durch welche sie wie für die drei Dimensionen des Raumes bestimmt scheinen, aus teleologischen Gründen die Bedeutung bei, als seien sie für die Auffassung der Richtung eines Schalles von Belang, so stößt man dennoch sogleich wieder auf Schwierigkeiten, welche durch die Macht eines teleologischen Beweises, und ein anderer ist nicht möglich, nicht zu entfernen wären. Niemand kann behaupten, daß die Schallwelle plötzlich vernichtet wird, so wie sie an diesem oder jenem Theil des Acusticus angekommen ist, sondern sie schreitet im Raume nach bestimmten physikalischen Gesetzen unaufhaltsam weiter fort. Gesetzt nun, es träfe eine Schwingung mit vorwiegender Intensität den Gipfelpunkt z. B. des horizontalen Bogenganges, so liegt hier in der Direction der Schwingung kein Nerv, und die Schwingung selbst erleidet bei ihrem geradlinigen Fortschreiten und dem Uebergang in das Labyrinthwasser eine, sei es auch noch so geringe Schwächung. Ist die Welle aber einmal hier angekommen, so läuft sie darin entsprechend der Krümmung

Digitized by Google

des Bogenganges ab, gelangt zu dem Nerv der Ampulle, aber auch weiter und gewiß nicht geschwächt in den Vorhof, und von da sofort in die Ampullen der übrigen Bogengänge und in die Schnecke; denn alle diese Theile zusammen stellen ja einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum dar, in welchem die Wellen sich kugelförmig ausbreiten.

Der Ampullennerv des horizontalen Bogenganges hat also in diesem Falle nichts voraus, als daß er zuerst von einer Schwingung getroffen wird, welche nachträglich gewiß nicht mit beeinträchtigter Intensität alle übrigen Nervenabtheilungen des ganzen Organes erreicht. Dies genügt etwa, um aus jener Priorität die Richtung zu bestimmen? Man denke sich einen leuchtenden Körper mit der Geschwindigkeit einer Schallwelle vor dem Auge vorübergeführt — und es wird gewiß nicht zu entscheiden sein, ob der untere oder obere Theil der Netzhaut zuerst vom Licht getroffen wurde, vielmehr wird es scheinen, als ob die Summe der einzelnen hintereinander afficirten Fasern gleichzeitig wäre vom Licht erregt worden. Ich wüßte keinen Grund anzugeben, demzufolge der Acusticus eine Ausnahme in dieser Beziehung machen sollte. Kann diese nicht bewiesen werden, so ist auch an eine Unterscheidung der Richtung mittelst der Bogengänge nicht zu denken.

Endlich aber: Wie viele Schallquellen giebt es wohl, welche keine größere Breite hätten, als die Entfernung zweier Schenkel eines Bogenganges und seiner Wandungen? Ich glaube sehr wenige. Hat die Schallquelle aber nicht diese Eigenschaft, so nützt auch der Umstand, daß die Schwingung in der Richtung des Stoßes mit größter Intensität fortschreitet, nichts für die Auffassung dieser Richtung durch einen Bogengang; denn es werden dann von vornherein gleich mehrere, gewiß in der Mehrzahl der Fälle alle Bogengänge sammt der Schnecke von den durch den Schädel gehenden Wellen getroffen.

Aus alle dem ist also klar, daß wir über die Richtung eines Schalles, dessen Schwingungen durch die festen Theile des Kopfes zu dem Nerv gelangen, nichts erfahren können, wie uns von experimenteller Seite her unsere früher angeführten Versuche bereits gelehrt haben.

Daß die Bogengänge auch nichts zur Unterscheidung der Schallrichtung bei Schwingungen beitragen, welche von der Luft her zu ihnen gerathen, läßt sich noch viel kürzer beweisen. Die Breite des Anstoßes ist hier immer bedingt von der Größe der Steigbügelplatte, ist also constant. Die Richtung des Anstoßes ist bedingt von der Stellung dieser Platte zu dem von der Endolymphe erfüllten Raum. In vielen Fällen sitzt der Steigbügel unbeweglich in dem ovalen Fenster: dann ist also auch die Richtung des Stoßes einfürallemal fixirt, und wenn sich der Impuls in dieser Richtung mit vorwiegender Intensität fortpflanzt, so trifft er bei jeder beliebigen Lage der Schallquelle zum Labyrinth immer denselben, nicht aber je einen verschiedenen Punkt der Nervenausbreitung. Wo aber die Steigbügelplatte auch nicht in das ovale Fenster eingekeilt ist, bleibt die Veränderung ihrer Stellung immer eine sehr beschränkte, wodurch dieselbe nicht etwa bald der einen bald der anderen Ampulle gegenüber gebracht werden könnte, und wäre dies auch der Fall, so thäte dies nicht der äußere Impuls, sondern der Steigbügelmuskel, und es bliebe also auch in diesem überhaupt nicht statuirbaren Fall die Lage der Schallquelle ganz gleichgültig, also auch nicht durch den Nerv bestimmbar.

Ich glaube nach alle dem, was wir von anderen Sinnesnerven wissen, behaupten zu dürfen, daß von allen Fasern des Acusticus jede die gleiche sogenannte specifische Energie besitze. Freilich kennen wir unter der großen

Digitized by

Classe der sensitiven Nerven einzelne, welche bei ihrer Thätigkeit andere Empfindungen zu vermitteln im Stande sind, als die übrigen derselben Classe, z. B. die Nerven der Geschlechtsorgane: das Wollustgefühl. Die Entstehung desselben darf jedoch gewiß nicht auf Rechnung einer specifischen Energie dieser Nerven im Gegensatz zu anderen gebracht werden, sondern erklärt sich aus einem bestimmten Verhältniß derselben zu gewissen centralen Nervengruppen. Niemand fiel es je ein, in der Retina Nerven anzunehmen, welche allein die Farb-Eindrücke und andere, welche die Eindrücke der verschiedenen Licht-Intensitätsgrade vermittelten, oder an Elemente zu glauben, welche allein die blauen, andere, welche die gelben Strahlen u. s. w. zur Perception brächten. Gewiß ebensowenig dürfen wir vermuthen, daß unter den Nervengruppen des Acusticus einzelne designirt wären, die Klangfärbung, andere den musikalischen Werth eines Tones, andere seine Intensität zum Bewußtsein zu bringen. Zu solchen Auffassungsweisen, welche der Theorie nicht ganz fremd geblieben sind, hat die Gruppirung der Nervenfasern in einzelnen Abtheilungen des Gehörorganes verleitet, auch können wir keineswegs die letzteren als verschiedene Instrumente betrachten, welche je nach ihrem Bau bald bei diesem bald bei jenem außen erregten Ton entsprechend mittönten, wie z. B. Gläser von verschiedener Größe und Masse mit dem ihnen eigenthümlichen Grundton klingen, wenn man denselben in ihrer Nähe pfeift. So können diese gesonderten Nervenapparate allein dazu angelegt sein, die aus dem verschiedenen Bau der einzelnen Abtheilungen unseres Gehörorganes hervorgehende Verschiedenheit der Intensität des Schalles nicht in seiner Verschiedenheit an diesen Punkten aufzufassen, sondern trotz dieser Verschiedenheit bei je einem in das Labyrinth gerathenen Schall gleich. Wir kennen jedoch die Schallverstärkung für die einzelnen Töne, welche gewiß nicht alle in gleicher Weise in den Theilen des Gehörorganes verstärkt werden, viel zu wenig, als daß wir die sonst physikalisch gerechtfertigte Annahme von der Hand weisen könnten, nämlich, daß in dem einen Theil dieser, in einem anderen Theil jener Ton oder Schall, welcher an sich eine sehr geringe Intensität hat, durch die Form der einzelnen Glieder des Ohres bis zu dem Grade verstärkt werde, daß er den dort befindlichen Nerv in den geeigneten Erregungszustand versetzen könne. Denn gewiß ist, daß bei der aus der Resonanz hervorgehenden Schallverstärkung in dem einen Falle dieser Ton mehr begünstigt ist als ein anderer. So könnten also möglicher Weise gewisse Feinheiten in dem Unterschiede zweier Töne, vorzüglich in der einen, andere in einer zweiten Abtheilung eine gewisse Prägnanz bekommen, ohne daß man weder zu der Annahme gezwungen wäre, es hätte hier der Sinnesnerv eine andere Energie als dort, oder es könne dieser Abschnitt des Gehörorganes nur diese Eigenthümlichkeit des Tones überhaupt reproduciren, jener nur eine andere. Besitzt der Ton alle seine Eigenthümlichkeiten in so hohem Grade, daß sie vermöge ihrer Intensität überhaupt alle Abschnitte der Nervenausbreitung erregen können, so wird eben von jeder Faser aller dieser Abschnitte die ganze Summe dieser Eigenschaften dem Sensorium zugebracht. Die Leistungen je eines solchen Abschnittes in dieser Beziehung sind uns vollkommen unbekannt, und deßwegen vermögen wir auch über die Dignität dieser oder jener Nervenausbreitung im Gehörorgan nichts auszusagen. Erwähnt sei, daß man den Vorhof als den wichtigsten Theil angesehen hat[1]), weil er noch auf der untersten Stufe der Thierreihe, nach

[1]) Scarpa disqu. anat. de aud. et olfactu Sect. II. cap. 4 §. 14.

Digitized by Google

Wegfall aller anderen Organe des Gehöres höherer Ordnungen, seine Repräsentation in dem Bläschen findet, auf welchem der Acusticus sich ausbreitet. Dadurch aber kann dieser Theil nur als der nothwendigste für die Schallperception im Allgemeinen betrachtet werden, nicht aber als der wichtigste für die Sinneswahrnehmung, welche bei den Wirbelthieren und dem Menschen bezweckt ist. Es läßt sich aber kaum vermuthen, daß der Vorhof für alle das Labyrinth durchlaufenden Wellenzüge eine gleich gute Stellung habe, sonst begriffe sich eine weitere Nervenausbreitung in den Ampullen schlechterdings nicht. Ob die Nervenanordnung in ihm vielleicht ein bevorzugter Punkt des von uns statuirten Sinnescentrum sei, wozu sich vielleicht Gründe auffinden ließen, muß die Zukunft entscheiden.

4) Der akustische Nerv und die subjectiven Töne.

Unter den subjectiven Gehörsempfindungen hätte man genau genommen nur solche zu verstehen, welche jeder äußeren als Schallwelle auftretenden Ursache entbehren, welche also nur in Folge anderweitiger Reize als Erregungszustände des Acusticus auftreten. Dieser vermittelte dann nur vermöge seiner eigenthümlichen Rückwirkung auf das Sensorium die Empfindung eines Schalles oder Tones, welcher jedoch aller Objectivität entbehrte.

Allgemein aber findet man bei dieser Gelegenheit Tonempfindungen besprochen, welche wirklich eine objective Basis haben, und denen man hier nur eine Stelle einräumt, weil sie in dem Subject des Hörenden selbst erzeugt werden, dahin gehört das Knacken, das Rauschen im Ohr und dergl. Mit gleichem Recht gehört hieher auch die Untersuchung des Hörens unserer eigenen Stimme, und wir theilen deßhalb diesen ganzen Abschnitt in zwei Theile, und untersuchen 1) das Entstehen und Hören gewisser Töne, welche bei der Thätigkeit innerer Organe auftreten; 2) das Entstehen von Tonempfindungen ohne alle objective sonst tonerzeugende Veranlassung: subjective Tonempfindungen im engeren Sinne des Wortes.

1) Unsere Aufmerksamkeit wird zuerst auf Töne geleitet, welche in dem Gehörorgan entstehen, und zwar entweder unter Mitwirkung der Luft des Ohres oder ohne dieselbe. Geräusche und zwar ein dumpfes Sausen vernimmt man durch Schwingungen, welche in der Luft des äußeren Gehörganges erregt werden, wenn sich von selbst durch Ansammlung von Schleim oder Ohrenschmalz der Gang beträchtlich verengt, oder wenn wir einen festen Körper in denselben bis zu einer gewissen Tiefe einführen. Benutzen wir dazu den Finger und führen denselben in den Gehörgang ein, so nehmen wir zweierlei wahr: ein Geräusch ganz ähnlich dem Sausen, welches uns aus einer vor das Ohr gehaltenen Muschel zu kommen scheint, und unter günstigen Bedingungen einen Klang, welcher zuerst mit größeren Intervallen wie das Picken einer Taschenuhr auftritt, bei tieferem Einführen des Fingers aber continuirlich wird. Daß das Sausen von Luftströmungen herrührt, durch welche sich die Temperatur vor und in dem Ohre ins Gleichgewicht zu setzen scheint, wird ziemlich allgemein angenommen; daß Luftströmungen, welche sonst unserem Gehör entgehen, in einer vor das Ohr gehaltenen Muschel mit geeigneter Oeffnung und passendem Hohlraum eine Verstärkung durch Resonanz bekommen, und dadurch erst auf das Gehörorgan wirken können, ist sehr wahrscheinlich; daß, wie bei einem Ofen, durch Verengerung

Digitized by

des Windloches in der Ofenthüre, so auch bei Verengerung des Meatus auditorius Geräusch erzeugende Luftströmungen auftreten können, ist nicht unglaublich, kann aber nicht als die alleinige Ursache betrachtet werden; denn das Geräusch dauert auch noch fort, wenn man den Gehörgang so fest verstopft hat, daß gewiß gar keine Luft zwischen den Wandungen des Ganges und dem verschließenden Körper aus- und einstreichen kann. Das Geräusch wird viel deutlicher, wenn man beide Ohren gleichzeitig verstopft, und hiebei lernt man am besten die Hauptursache des Geräusches kennen, thut jedoch aus bald zu erörternden Gründen gut, statt der Finger Papierpfropfen zu nehmen, welche man vorher weich gekaut hat. Ist dies geschehen, so beobachtet man Remissionen an dem Geräusch, welche mit den Respirationsbewegungen, d. h. mit den Pausen in denselben zusammenfallen, zugleich hat das Geräusch, welches diesseits und jenseits dieser Pausen gehört wird, als charakteristischen Consonanten: *Ch*, dagegen das in den Remissionen fortdauernde den Consonanten: *F*.

Hält man jetzt den Athem an, so dauert das Geräusch etwas geschwächt fort, zeigt aber auch wieder periodische Verstärkungen, welche mit den Herzschlägen synchronisch sind. Es sind diese Geräusche also fortgepflanzte Schalle; der eine hat seine Quelle in den Stimmbändern, der andere in den Strömungen des Blutes; sie sind also nicht erst entstanden in der Luft des Ohres, was nebenbei auch möglich ist, aber nur dann, wenn der Gehörgang nicht luftdicht verschlossen wird.

Ich warnte vorhin, den Verschluß mit dem Finger zu bewerkstelligen, und zwar deßhalb, weil dadurch neben dem Geräusch hie und da ein klingender Ton erzeugt wird, welcher mit der Entstehung des Geräusches gar nicht zusammenhängt, sondern als Grundton des Trommelfelles zu betrachten ist, welchen man auf diese Weise jeden Augenblick erzeugen kann. Auch er ist beim Einführen des Fingers periodisch und zwar wie ein äußerst schnelles Picken einer Taschenuhr, auch ähnlich klingend und sehr hoch. Der Rhythmus hat aber eine rein äußerliche Ursache, nämlich keine andere als die Vibrationen des Fingers; dies geht aus Folgendem hervor. Ich kann willkürlich den Rhythmus ändern, je nachdem ich schnellere oder langsamere Vibrationen des Fingers willkürlich ausführe. Auch wird der Klang dabei stärker oder schwächer, je nachdem ich bei den aufeinanderfolgenden Stößen des Fingers tiefer oder weniger tief in den Gehörgang eindringe. Weiter verliert der Ton das Rhythmische ganz, wenn der Finger sehr tief eingeführt ist, was sich daraus erklärt, daß jetzt die Vibrationen desselben wegen des beschränkten Raumes an Excursion bedeutend verlieren, also auch nicht mehr mit so großen Elongationen, somit also in sehr kurzer Zeit aufeinanderfolgen, so daß sie zuletzt nicht mehr einzeln empfunden werden können, sondern bloß ihre Summe als continuirlicher Klang vernommen wird.

Man kann plötzlich diesen Klang hervorbringen, wenn man einen Papierpfropfen in den Gehörgang eingeführt hat, und denselben durch einen einmaligen Stoß mit dem Finger tiefer eintreibt, oder wenn man den bloßen eingeführten Finger plötzlich etwas herauszieht. Im letzteren Falle wirkt derselbe wie der Stempel einer Spritze und spannt momentan das Trommelfell nach außen. Hieraus erklären sich eine Menge subjectiver Töne bei Krankheiten des äußeren Gehörganges, bei denen Schleim ꝛc. den Pfropf bildet und zugleich etwa die mit Blut überfüllte Arteria auricularis profunda durch ihr stärkeres Klopfen die Vibrationen des Fingers ersetzt. —

Digitized by Google

Geräusch entsteht ferner bei Verschluß der Tuba Eustachii, wenn dieselbe durch Schleim ꝛc. verstopft ist, oder ihre Wände durch heftige Exspiration, besonders bei zugehaltener Mund- und Nasenöffnung, fest aneinander gedrückt werden, ohne daß bis jetzt eine genügende Theorie dasselbe erklären konnte. Von Lincke, welcher Koyter's [1]) Ansicht von der Function der Eustachi'schen Trompete folgt, wird dieses Geräusch dadurch erklärt [2]), daß in dem jetzt vollkommen abgeschlossenen Luftraume der Trommelhöhle ein Selbsttönen eintritt, welches jede auch die leiseste äußere Schallschwingung begleitet.

Hieher gehört auch das Knacken im Ohr, welches häufig zufällig entsteht, aber auch willkürlich mit einiger Uebung erzeugt, und dann von einem Zweiten, wie Müller versichert [3]), gehört werden kann. Als Mittel, durch welches man dieses Knacken hervorruft, ist die Contraction des Musculus tensor tympani, welchen seine Querstreifen als willkürlich beweglichen Muskel charakterisiren, zu betrachten; die Ursache des Tons wird von Verschiedenen verschieden, und wie ich beweisen werde, von Keinem richtig angegeben. Fabricius ab Aquapendente [4]) kannte dies Geräusch schon und erklärte, daß es von seinem Willen abhänge, es hervorzurufen. Mayer [5]) erzählt von einem Gelehrten, welcher die Bewegung seiner Gehörknöchelchen so sehr in seiner Gewalt hatte, daß man »das feine Geknirsche der über einander bewegten Knochen« deutlich hören konnte. Ganz genau beschreibt Müller [6]) das Geräusch und vergleicht es mit dem »Knistern des elektrischen Funken, oder wie wenn man die klebrig gemachte Fingerspitze auf Papier drückt und dann plötzlich abzieht«. Er glaubt dann weiter den Beweis geführt zu haben, daß dasselbe durch die Wirkung jenes Muskels auf das Trommelfell hervorgerufen wird, indem er es nach innen zieht, was einem Stoß von außen gleich ist. Ehe ich den Beweis Müller's prüfe, muß ich die Methode angeben, mittelst welcher ich dasselbe Geräusch, genau wie es Müller beschreibt, an der Leiche hervorrufe, woher es in diesem Fall rührt, und ob sich Müller's weitere Untersuchungen damit in Einklang bringen lassen.

Ich breche die Trommelhöhle hinter dem Trommelfell auf, ohne daß die Gehörknöchelchen aus ihrer Lage gebracht oder das Trommelfell irgendwo von seiner natürlichen Befestigung getrennt würde. Drehe ich dann den Kopf des Hammers in dem Sinn, in welchem der Musc. tensor tympani wirkt, mit einer gewissen Geschwindigkeit, so sehe ich plötzlich ein kleines Fältchen neben dem Handgriff am Trommelfell sich erheben und ausgleichen. In dem Moment, in welchem letzteres geschieht, erfolgt ein Knistern oder Knacken, wie nur dumpfer bei einem Tuch, an welchem man eine Falte plötzlich wieder ausgleicht. Je weniger macerirt das Trommelfell ist, desto leichter ist der Versuch anzustellen.

Die Uebereinstimmung dieses Geräusches mit dem, welches man in dem eigenen Ohr hört, ist so vollkommen, daß man keinen Augenblick an der Identität beider zweifeln kann, auch wüßte ich nicht, wie gerade ein solches durch das plötzliche Einwärtsziehen des Trommelfelles entstehen sollte, wodurch entweder nur der sehr hohe, klingende Grundton desselben erzeugt werden könnte, wenn es dadurch in eine Schwingung geriethe, oder das Gefühl

---

[1]) De instrumento auditus Cap. XIII. pag. 101.
[2]) Handbuch der Ohrenheilkunde. Bd. I. pag. 487.
[3]) Physiologie. II. pag. 440.
[4]) De aure auditus organo. Cap. VI. 143.
[5]) Beschreibung des ganzen menschlichen Körpers. Bd. V. pag. 443. Anmerkung.
[6]) l. c. pag. 439.

Digitized by Google

eines »Ruckes« durch den Rückstoß auf das Labyrinthwasser, wobei eher der Ton eines Knalles als dieses Knistern zum Vorschein kommen dürfte.

Tritt das Knacken auf, nachdem man durch starkes Ausathmen bei zugehaltenem Mund und Nase das Trommelfell nach außen gedrängt hatte, und dann plötzlich wieder jene öffnet, so hat man sich zu denken, daß durch die Spannung nach außen der Hammermuskel sehr gedehnt wird, bei dem plötzlichen Nachlaß der Spannung elastisch zurückschnellt und dabei durch übermäßige Contraction jene Wirkung erzeugt, welche wir künstlich durch Drehung des Hammerkopfes an der Leiche hervorrufen. An dieser kann noch ein zweites ähnliches Knacken oder Knistern durch Zerren der Sehne des Steigbügelmuskels hörbar gemacht werden, welches aus gleicher Ursache, aber wohl schwerlich durch ein Schnellen derselben etwa im Leben entstehen dürfte.

Wie man die Vibrationen der Stimmbänder bei den Athembewegungen sehr deutlich hören kann, wenn man die Ohren verstopft hat, ebenso hört man bei geschlossenen sowohl als bei offenen Ohren die verschiedenen Laute, welche mittelst der Stimmbänder und den vor ihnen gelegenen Theilen artikulirt werden; wir hören uns also sprechen. Lassen wir die Entstehung der Sprache und Stimme überhaupt außer Acht, so haben wir hier nur zu ermitteln, mit welchen Theilen des Gehörorganes zunächst und zumeist die von unseren Sprachwerkzeugen erzeugten Schallwellen vernommen werden, und auf welchem Wege sie zu dem Hörnerv kommen. Zwei Hypothesen sind es, welche uns die Litteratur zu prüfen giebt. Nach der einen geschieht die Zuleitung durch die Luft, und zwar entweder durch die Tuba Eustachii oder durch den äußeren Gehörgang, oder auf beiden Wegen; nach der anderen geschieht sie durch die festen Theile des Schädels, und es wird dabei die Schnecke als das zum Hören der eigenen Stimme wesentlich bestimmte Organ betrachtet.

Die für die erste Hypothese beigebrachten anatomischen Gründe [1]) sind nicht stichhaltig; denn es findet sich die weitere Mündung der Röhre nicht sowohl über dem Kehlkopf, als vielmehr seitlich und mehr nach vorn gegen die Nasenhöhle gekehrt, auch steht die innere Oeffnung durchaus nicht dem Trommelfell gegenüber, sondern mündet unter demselben im vorderen und unteren Theile der Trommelhöhle ein. Die durch sie fortgehenden Schallwellen träfen das Trommelfell also nicht senkrecht, sondern unter einem sehr stumpfen Winkel, was doch keineswegs der Uebertragung der Schwingungen auf dasselbe günstig sein kann. Eine experimentelle Stütze für die Hypothese wurde in dem Resultat gesucht, daß man seine Stimme bei verstopftem Ohre noch vernehmen kann. Allein Jedermann muß, wenn er den Versuch macht, sogleich zugeben, daß die Stimme viel undeutlicher, dumpfer und mehr ihr Hall als ihr Klang gehört wird, und daß man ein den Schall begleitendes Zittern spürt, zum deutlichen Beweis, daß die Schwingungen durch die festen Theile des Kopfes gehen, also vernommen werden könnten, auch ohne Gegenwart der Tuba.

Schellhammer hat schon einen Gegenversuch angestellt, welchen ich ebenfalls wiederholt und mitgetheilt habe. Das Resultat desselben ist, daß man eine in den Mund eingeführte tönende Stimmgabel nicht mehr vernimmt. Die beweisführende Kraft dieses Versuches wird jedoch durch mehre Gründe geschwächt. Einen derselben hat bereits Müller [2]) hervorgehoben.

---

[1]) Bressa in Reil's Archiv für Physiologie. Bd. VIII. pag. 70.
[2]) Handbuch der Physiologie. Bd. II. pag. 449.

Digitized by Google

Es besteht nämlich ein Unterschied zwischen den Schwingungen der Stimmgabel und denen der vibrirenden Stimmbänder; jene pflanzen sich, von festen Körpern kommend, schwer in die Luft fort, diese aber erzeugen, wie bei jedem Zungenwerk, in der Luft regelmäßige Mitschwingungen. Es scheint mir außerdem noch ein zweiter Einwand möglich. Es ist in Früherem erwähnt worden, daß der Ton einer schwingenden Stimmgabel offenbar durch Interferenz der Wellen verschwinden könne, wenn diese bis zu einer gewissen Tiefe in einen Glascylinder hineingeschoben wird; ich beobachtete auch an der in den Mund einer zweiten Person gehaltenen Gabel eine Abnahme der Tonintensität, als sie tiefer in die Mundhöhle eingeführt wurde; gleichwohl dürfen wir die Eustachi'sche Trompete als sehr wenig betheiligt bei dem Hören der Stimme halten, denn man kann momentan durch tiefe Inspirationsbewegung bei zugehaltener Nase und Mund die Tuba schließen, ohne daß die während der Zeit hervorgebrachten Töne für das Gehör verloren gingen [1]).

Hören wir die Stimme durch die Luft, so bleibt nun kein anderer Weg als durch den äußeren Gehörgang und die Reihe der Gehörknöchelchen, was bei der kreisförmigen Ausbreitung der Schallwellen sehr wohl denkbar ist, ja Müller [2]) hält gerade für diese aus dem Munde austretenden Wellen die Concha am geeignetsten gebaut. Es schien mir auch, als würde die Stimme schlechter gehört, wenn man die Ohrmuschel platt an den Zitzenfortsatz des Schläfenbeines andrückt. Versucht man z. B. so leise als möglich, mit genau gleichbleibender Schwäche, zu sprechen, so daß man die Töne gerade noch vernimmt, so verschwinden sie fast vollkommen, so wie man die Ohrmuschel zurückdrückt. Ebenso gewinnt der Ton an Stärke, wenn man die Muschel mittelst der hohlgemachten Hand etwas weiter nach vorn drängt, bei welcher Stellung und Mithülfe der schallauffangenden Handfläche auch das leise Flüstern Anderer erhorcht wird. Setzt man an das Ohr ein größeres gegen dasselbe hin sich verengerndes Metallrohr, so vernimmt man die eigene Stimme sehr stark, als würde von einem Zweiten in die Röhre hineingesprochen.

Dies ist hinreichend zu beweisen, daß die eigene Stimme durch Vermittelung von Luftschwingungen gehört werden könne, was jedoch vorläufig noch nicht die andere Hypothese ausschließt, sofern sie nur nicht behauptet, daß durch die festen Theile des Kopfes allein die Uebertragung der Schwingung unserer Stimmbänder auf den Ramus cochlearis des Acusticus möglich sei.

Dieses hat Weber, welcher die zweite Hypothese aufstellte, auch nicht gethan, sondern der Schnecke nur einen gewissen Vorzug in dieser Beziehung eingeräumt. Sein Raisonnement ist in der Kürze folgendes:

Das Spiralblatt der Schnecke hängt aufs innigste mit den übrigen Kopfknochen zusammen, zugleich ist das häutige Labyrinth durch die Perilymphe getrennt von dem knöchernen; aus diesen und anderen Gründen hält er, wie schon erwähnt, die Schnecke für dasjenige Organ, durch welches hauptsächlich die den Kopfknochen mitgetheilten Schwingungen zur Perception gebracht werden. Mit der Stimme verhielte es sich wie mit dem Schall einer Taschenuhr, welche man, frei in die Mundhöhle gehalten, bei verstopften Ohren gar nicht vernehme, sehr leicht dagegen, wenn sie Gaumen oder Zähne

[1]) Müller l. c. pag. 449.
[2]) l. c. pag. 450

berühre. Die in der Luft fortgepflanzten Schwingungen der Stimmbänder riefen ähnliche bei zugehaltenen Ohren fühlbare Erzitterungen dieser Theile hervor, woraus sich schließen ließe, daß dieselben durch diese festen Substanzen direct fortgeleitet zum Schneckennerv kommen, diesen also vor allen erregen müßten.

Linke [1]) hat hiegegen eingeworfen, daß der Theil des Felsenbeines, in welchem die beiden letzten Windungen der Schnecke liegen, am meisten von den übrigen Schädelknochen isolirt, hauptsächlich von der Schädelbasis aus von einer Menge von Canälen und Spalten umgeben sei, welche von Nerven und Gefäßen durchzogen und von Weichtheilen bedeckt werden, was Alles die Fortleitung der Schallwellen aus der Mundhöhle durch die Kopfknochen zur Schnecke behindere.

Diesem Einwurf haben wir jedoch Einiges entgegen zu halten: Geben wir nämlich auch zu, daß die an der Schädelbasis gelegenen Weichtheile dämpfend wirken, und die senkrechten von unten nach oben fortgehenden Wellen abhalten, direct auf die Knochenmasse überzugehen, so ist dagegen die ganze Decke der Mundhöhle durch ihre Wölbung außerordentlich günstig gebaut, die Schallstrahlen in mehr horizontaler Richtung nach vorn, also gegen die Zahnreihen und besonders die obere, zu werfen und diese zu erschüttern. Stellt man den Unterkiefer so gegen den Oberkiefer, daß sich beide Zahnreihen eben berühren, so kann man auch durch sehr leises Summen Vibrationen der Zähne herbeiführen, wobei die Zähne gegen einander klappern und dadurch ihre Erschütterung zu erkennen geben. Die feste Einfügung der Zähne in die Kiefer erleichtert die Fortpflanzung der Schwingungen von jenen auf diese und von da auf die übrigen Kopfknochen in hohem Grade, und wenn auch noch so viele Nerven und Gefäße Canäle und Löcher in den letzteren verlangen, so bleiben immer noch genug feste Knochenbrücken, auf welchen die Schwingung ungehindert den Weg bis zur Schnecke finden kann; dann ist es auch gleichgültig, an welchem Punkte dieselbe und von welcher Seite her sie zuerst getroffen wird; die in Früherem angeführten Versuche von Savart lassen sich, wie Müller [2]) zeigte, sehr gut auf die Schnecke anwenden, und voraussetzen, daß dieses Organ in toto von den Schwingungen erschüttert werde.

Somit dürfte die Schnecke, in soweit die Schallwellen der Stimme sich auch durch die festen Theile des Schädels fortpflanzen, bei dem Hören derselben wesentlich betheiligt sein.

Wie wenig endlich eine auch unterbrochene Knochenleitung den Fortschritt der Schwingungen hemme, sehen wir aus der Möglichkeit, die innerhalb der Bauchhöhle als Borborygmi auftretenden oft sehr leisen Geräusche gleichwohl zu hören.

2) Subjective Töne im engeren Sinne des Wortes kommen sehr häufig vor; oft aber wird es in dem speciellen Fall sehr schwer zu entscheiden, ob ihnen nicht wirklich in dem Körper oder außer demselben entstandene Schalle zu Grunde liegen. Oft wird es sich auch ereignen, daß objective Geräusche durch subjective Thätigkeit verändert werden, woraus eine bestimmte, gerade hier sehr häufig vorkommende Sinnestäuschung entsteht.

Knüpfen wir zunächst an den objectiven Tönen an, so ist eine der gewöhnlichsten hieher gehörigen Erscheinungen, welche wir bei einer irgendwie

---

[1]) l. c. pag. 527.
[2]) Handbuch der Physiologie II. pag. 464.

Digitized by Google

beträchtlichen Intensität des Schalles wahrnehmen, die der Nachempfindung. Darunter verstehen wir die nicht mehr von wirklichen Schallschwingungen unterhaltene Thätigkeit des Acusticus, welche mit der von jenen ursprünglich angeregten sehr leicht verwechselt wird, oft von ihr in dem Bewußtsein gar nicht unterschieden werden kann.

Das oft stundenlange Klingen in den Ohren nach einer momentanen Explosion erkennt Jeder als eine subjective Empfindung an; denn es ist weder eine so lange fortdauernde Wellenbewegung in der nächsten Umgebung des Nerv, noch in dem Trommelfell oder den Kopfknochen denkbar, und kann allein aus der Fortdauer des Nervenprocesses, welcher von dem physikalischen schallerzeugenden Vorgang ganz verschieden ist, abgeleitet werden. Es giebt aber Mittel, durch welche das Subjective an einer solchen Empfindung so vollkommen verdeckt werden kann, daß wir uns nur durch die Methode des Versuches selbst von seiner Gegenwart überzeugen können. Ich meine hier das Experiment Savart's, welcher zeigte, daß man aus seinem zahntragenden Rad zwischen heraus einzelne der sonst in regelmäßigen Abständen aufgepflanzten Zähne entfernen kann, ohne daß diese Lücken bei der Umdrehung des Rades als Unterbrechungen des dabei erzeugten Geräusches oder Tones empfunden würden. Der Ton ist continuirlich, als fehlte keiner der Zähne, und die in der Empfindung vorhandene Ausfüllung der Lücken kann aus nichts Anderem als aus der den Reiz überdauernden Erregung des Nerv hervorgehen.

Es bleibt aber eine offene Frage, ob nicht in einzelnen Fällen ein freilich nur kürzere Zeit dauerndes Nachklingen abgeleitet werden könne von den einem einmaligen Impuls nachfolgenden Schwingungen des Trommelfelles, wenn dasselbe etwa durch den Ton zufällig zum Mitklingen gebracht, oder sonst wie veranlaßt wurde mit seinem Grundton selbst zu tönen. Ebensowenig wird sich bei vielen selbstständig auftretenden Geräuschen und Tönen entscheiden lassen, ob sie durch eine in dem Hörnerv primär erregte Thätigkeit erzeugt sind, oder dadurch, daß in den Nerven der im mittleren Ohr gelegenen Muskeln aus inneren Ursachen Erregungszustände hervorgerufen wurden, welche Krampf oder Zittern ꝛc. in jenen kleinen Muskeln erzeugen, in deren Folge Schwingungen im Labyrinthwasser unausbleiblich wären.

Die inneren Ursachen, welche den Gehörnerv primär erregen, können sehr verschieden sein: mechanische oder chemische. Zu den mechanischen rechne ich den abnormen continuirlichen Druck durch Blutextravasate oder sonstige pathologische Massen auf die Nervenfasern, oder den periodischen Druck bei Pulsationen überfüllter Gefäße in der Nähe des Nerv oder seiner centralen Punkte; als chemische Ursachen müssen die erwähnt werden, welche zunächst in einer Veränderung der Blutmischung und Alteration der Zusammensetzung der Nervensubstanz gelegen, in vielen Krankheiten, Typhus ꝛc., durch subjective Töne und Gehörsphantasmen der verschiedensten Art sich zu erkennen geben. Der Ohnmacht und der durch Narkotika eingeleiteten Betäubung gehen dergleichen in der Form des Ohrenbrausens und Klingens sehr häufig voraus.

Endlich ist die Phantasie geschäftig, einfache Schalle oder Töne, welche eine objective Ursache haben, in Verbindung mit ihren anderen Bildern zu bringen, und denselben eine Bedeutung zu geben, die ihnen an sich nicht zukommt, woraus besonders in den verschiedenen Formen des Wahnsinns jene fortlaufenden lauten Selbstgespräche, oder die Angst vor ungesehenen und nur

Digitized by Google

gehörten Dingen u. dgl. entsteht: Täuschungen, welche sich um so fester in das Bewußtsein einklammern, als die Mittel fehlen, die wahre Deutung plausibel zu machen. Was Einer gehört zu haben glaubt, läßt er sich viel schwerer wegdisputiren, als was er gesehen haben will.

5. Der Acusticus und seine Sympathien.

Die Wechselwirkung der einzelnen Nervengebiete, welche durch die Centralorgane unterhalten wird, muß auch in Beziehung auf den Acusticus und die Empfindungsnerven, sowie auf die übrigen Sinnes- und motorischen Nerven hier gewürdigt werden; zugleich wird man es unserer Anschauungsweise des Verhältnisses von Geist und Körper zu Gute halten, wenn wir unter dieser Rubrik auch die auf Gehörsempfindungen gerichteten geistigen Vorgänge in der Kürze besprechen.

Die Sympathien des Acusticus mit den sensitiven Nerven überhaupt geben sich auf zweierlei Art zu erkennen: einmal nämlich dadurch, daß durch Reizung von Empfindungsnerven subjective Tonempfindungen geweckt werden können, z. B. durch Streicheln gewisser Hautflächen mit dem Finger. Es ist dabei wohl nicht leicht anzunehmen, daß durch Reflexbewegung in den Muskeln des mittleren Ohres Erzitterungen in den dort befindlichen Knöchelchen hervorgerufen werden, allein es ist dies nicht ganz undenkbar, der Entscheid jedoch nicht leicht zu führen. Die andere Art der Sympathien dieser Nervengruppen zeigt sich in der Rückwirkung gewisser Tonempfindungen auf das Gefühl in größeren oder kleineren Massen sensibler Punkte des Nervensystems. Man weiß, welche mannigfaltigen Sensationen sich mit dem Hören gewisser schneidender, schriller Töne verbinden. Bald erwecken sie das Gefühl von Rieseln über den Rücken, bald Schmerz in den Zähnen, bald Stechen in den Augen [1]) ꝛc. Ich bin geneigt, diese Mitempfindungen von den centralen Punkten des Trigeminus lieber abzuleiten als von denen des Acusticus, habe aber freilich nur eine Unterstützung für diese Ansicht beizubringen, bei der es dahingestellt bleibt, ob man sie will gelten lassen oder nicht. Wie erwähnt, sind es nämlich die schrillenden Töne hauptsächlich, welche dergleichen Gefühle hervorrufen. Es ist ganz unzweifelhaft, daß Schwingungen existiren, welche außer den Gehörnerv auch noch andere Nerven in Bebungen versetzen können, was man ja bei starken Glockentönen an dem ganzen Thorax fühlt. Solcher Bebungen können in den Empfindungsnerven des Gehörganges und Trommelfelles gewiß auch entstehen, und dort eine Art Kitzel erzeugen, welcher am meisten geeignet ist, Erscheinungen der Irradiation hervorzurufen, wie man denn auch wirklich im Stande ist, von jenen empfindenden Flächen aus durch Kitzeln mit einer Feder ganz ähnliche Hautgefühle zu erwecken. Schwindel [2]), Bangigkeit [3]) u. dgl., welche man an reizbaren Menschen auch beim Hören leiser und reiner Töne hie und da auftreten sah, können wir mit gutem Grunde von einer zunächst von dem Hörnerv ausgehenden Anregung ableiten.

Die Sympathien des Acusticus mit den Sinnesnerven anlangend, so ist

---

[1]) Balth. Walter, Neue Beschreibung des Pfefferser Mineralwasser. Zug. 1794. pag. 85.
[2]) M. Herz, Versuch über den Schwindel. Berlin. 1791. pag. 364.
[3]) Haller, Element. physiol. Vol. IV. pag. 294.

Digitized by Google

keinem Zweifel unterworfen, daß die Acustici beider Ohren zu einander in einem sympathischen Verhältniß stehen, wie aus dem bereits angeführten Experiment hervorgeht, bei welchem wir sahen, daß der von einem Eisenstab durch eine Schnur zu dem Gehörorgan fortgeleitete Schall stärker gehört wird, wenn die Leitung zu beiden Ohren als bloß zu einem hergestellt ist. Es werden auch pathologische Fälle erzählt, in welchen Taubheit beider Ohren in beiden gleichzeitig durch Anwendung von Mitteln bloß auf das Eine gehoben wurde [1]).

Rückwirkungen auf den Gesichtssinn erinnere ich mich nicht irgendwo gelesen zu haben, und kann nur eine einzige an mir selbst gemachte Wahrnehmung hier anführen. Durch Musik in einem in der Nähe meiner Wohnung gelegenen Garten wurde ich tief in der Nacht aus dem Schlaf geweckt. In diesem Augenblick sah ich auch in dem ganz finsteren Zimmer vor meinen Augen farbige Punkte, welche durch Auf- und Abbewegen und durch Schwenkungen in Wellen den bald langsameren, bald schnelleren Gang der Melodie nachbildeten, wobei diese Linien entsprechend dem Takt periodisch aufblitzten.

Rückwirkung von dem Gesichtssinn auf das Gehör kommt ebenfalls vor, und ich habe die hieher gehörige Erfahrung früher schon erwähnt; sie besteht darin, daß durch plötzliche grelle Erleuchtung der Klang eines Tones verändert erscheint. Eine physikalische Erklärung dafür kann nicht gegeben werden; es bleibt also nichts übrig, als diese Erscheinung durch Irradiation von dem Opticus auf den Acusticus im Centralorgan zu erklären.

Eine Wechselwirkung zwischen dem Acusticus und Olfactorius ist nicht bekannt. Rückwirkung von ihm auf die Geschmacksnerven kann, wenn sie vorkommt, als mittelbar entstanden gedacht werden, nämlich durch die Dazwischenkunft einer Erregung sympathischer Nervenfasern, welche durch viele Beobachtungen an Kranken und auch sonst constatirt zu sein scheint.

So werden Fälle erzählt von plötzlichen Durchfällen bei Geräuschen [2]), von Zusammenfließen des Speichels bei heftigen Tönen [3]), von Cardialgie bei jedem heftigen Knall [4]), von Thränensecretion bei jedem vernommenen Wort [5]).

Umgekehrt concentrirt sich auch die krankhafte Affection von Nerven innerer Organe auf den Acusticus, wenn wir hier Volkmann's Theorie von der Concentration gewisser Empfindungen folgen wollen.

Krankheiten der Backenzähne (caries) sah man hie und da von Taubheit begleitet, von Schwerhörigkeit das Hervorbrechen des Weisheitszahnes. Periodisch tritt sie bei Anfüllung des Magens mit unverdaulichen Speisen in Krankheiten des Unterleibes ein. Bei Helminthiasis beobachtete man starkes Ohrenbrausen, welches nach Abgang der Würmer verschwand; Taubheit bei galligen Fiebern wird sehr häufig erwähnt; ebenso mehrmals bei Schwangerschaften und die Dauer der monatlichen Reinigung über [6]): Thatsachen, von denen aus gewisse therapeutische Methoden, nämlich die Versuche durch Musik zu heilen, eine rationelle Grundlage erhalten.

Der Conner des Acusticus mit motorischen Nerven oder deren Centren läßt sich vielfach nachweisen und ist zur Erklärung mancher Erscheinungen

---

[1]) Saissy, Essai sur les maladies de l'oreille interne. 1827. Sect. II. §. 1. pag. 102.
[2]) Hargens in Hufeland's Journal. Bd. IX. pag. 200.
[3]) Lincke l. c. pag. 567.
[4]) Teule, de l'oreille Par. 1828. pag. 270.
[5]) Balth. Walter l. c. pag. 85.
[6]) Ausführlich zusammengestellt bei Lincke l. c. pag. 571.

Digitized by Google

benutzt worden. Die Anregung zu Bewegung im Allgemeinen hat unter Anderen Carus [1]) hervorgehoben, indem er den Hörnerv im kleinen Gehirn entspringen läßt, in dieses den Sitz des Willens verlegt und aus beiden die eigenthümlichen Wirkungen der Affection unseres Hörnerven auf Handlungen des Muthes und der Furcht ꝛc. ableitet. Wir könnten hievon vorläufig abstrahiren, hätten wir hier nicht ein merkwürdiges Experiment von Flourens anzuführen, dessen Resultat bei dieser Gelegenheit zunächst besprochen werden muß. Nach ihm sind die Erfolge der Durchschneidung der mittleren Kleinhirnstiele und der horizontalen halbkreisförmigen Canäle die gleichen: Rollen des Thieres um sich selbst. Ebenso sind wieder die Erfolge der Durchschneidung der mit den oberen Kleinhirnstielen verbundenen Großhirnstiele und der Durchschneidung des oberen oder vorderen halbcirkelförmigen Canales gleich: nämlich eine Reihe von Vorwärtsbewegungen. Durchschneidung des unteren oder hinteren senkrechten halbcirkelförmigen Canales ruft, wie Durchschneidung des hinteren Kleinhirnschenkels eine Reihe von Rückwärtsbewegungen hervor. Flourens will auch die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung ergründet haben. Man könne, behauptet er, die Ampullennerven bei ihrer allmäligen Einsenkung ins Gehirn, als drei Bündel auseinandertreten sehen: das eine Bündel ließe sich bis zur Varolsbrücke, das andere zu den Großhirnstielen, das dritte zu den Kleinhirnstielen oder strickförmigen Körpern verfolgen.

Die neueren Untersuchungen von Stilling zeigen, daß sich die Fasern des Acusticus in die geraden Fasern der Raphe und scheinbar bis in die Fibrae transversae und arciformes vorn an der Medulla oblongata verfolgen lassen. Am oberen Ende der Corp. restiformia dringt eine größere Fasermasse in den Pons, durchsetzt dessen quere Fasern und geht zwischen den Crura cerebelli ad medullam oblongatam und den oberen geraden Fasern des Pons nach hinten und innen bis zum unteren Ende des Locus caeruleus [2]). R. Wagner [3]) fand ein kleines Bündel unseres Nerv vom Crus cerebelli ad pontem, andere von den die Pyramiden umschließenden Fibrae arcuatae kommend.

Nach Foville entspränge der Acusticus mit Fasern aus der Flocke, Velum medullare inferius und Nucleus dentatus cerebelli [4]); nach Valentin bezieht er Fasern vom Pedunculus cerebelli.

Nach dem Allen wäre es möglich, daß wenigstens ein, vielleicht selbst nicht unbeträchtlicher Theil von Fasern aus dem kleinen Gehirn und der Brücke abstammt, und Flourens Resultate finden bei ihrer, wenn selbst nur theilweisen [5]) Bestätigung eine Erklärung, wenn man wiederum die von uns aufgestellte Hypothese von der Function des Acusticus als einer Commissur zwischen zwei Centren acceptiren will. Bei der bisherigen Ansicht von der Stellung dieses Nerv ist dies nicht wohl möglich.

---

[1]) System der Physiologie. III. pag. 114. 116.
[2]) Kölliker: Mikrosk. Anatomie. Bd. II. pag. 460.
[3]) Götting. Anzeig. Febr. April. 1850.
[4]) Anat. du Syst. nerv. pag. 505 ff.
[5]) Ich sage »theilweise«, weil meine bisherigen Versuche an Tauben wohl den Verlust der Coordination nach Abtragung des einen oder anderen Bogenganges unzweifelhaft bestätigten, allein nicht ganz zu den gleichen Resultaten in Beziehung auf die Art und Weise der Störung in dem einzelnen Falle führten, welche Flourens bei den seinigen erzielte. So hätte eine Taube z. B. das Vermögen verloren, sich im Gleichgewicht zu erhalten, als sie aus der Aethernarkose erwacht war, während welcher der horizontale Bogengang entfernt worden. Später konnte sie wohl stehen, lief aber, wenn sie aufgescheucht wurde, stets nach der verletzten Seite hin im Kreise, auch wenn der Gegenstand ihrer Furcht in dieser Linie sich befand.

Digitized by Google

Das scheint mir nicht annehmbar, daß direct durch die Gehörwahrnehmungen der Trieb zu Bewegungen erwacht, und wenn man mich auf das Kind verweist, welches bei einer Tanzmusik zu hüpfen anfängt, so stellte ich dem eine andere Beobachtung gegenüber, daß nämlich das Kind auch zu Sprüngen eine Lust bekommt, wenn es einen beweglichen Gegenstand, ein munteres lebendiges Thier etwa, springen *sieht*. Die *Wahrnehmung* des Rhythmus und diese allein ist es hier, welche als Vorstellung den Antrieb zu rhythmischen Bewegungen giebt, wobei es gleichgültig ist, durch welches Vehikel die Vorstellung eingeleitet worden ist.

Begreiflich ist, daß gewisse Bewegungen directe Folgen der Reizung akustischer Fasern sind, und als Reflexbewegungen aufgefaßt werden müssen, z. B. das plötzliche Zusammenfahren des ganzen Körpers oder das Schließen der Augenlider und Oeffnen des Mundes bei einem heftigen Knall. Krankhafte Reizbarkeit des Nerv setzt schon das Auftreten convulsivischen Lachens bei jeder Musik, oder Erbrechens, oder Oeffnen der Sphinkteren bei derselben Gelegenheit voraus [1]).

Was endlich die Sympathien des Acusticus mit dem Sensorium anbetrifft, so haben wir hier, wo wir von der Wirkung musikalischer Tonverhältnisse ganz abstrahiren, nur zwei Dinge zu besprechen, nämlich das Verhältniß des Gedächtnisses zu der Tonempfindung und das der Aufmerksamkeit zu derselben.

Was den ersten Punkt betrifft, so hat *Lotze* denselben in Beziehung auf den Gesichtssinn in diesem Werke bereits besprochen [2]) und ist der Anschauung *Henle's* von dem Gedächtniß in den Sinnen unter der Voraussetzung entgegengetreten, daß der Opticus nur die Rolle eines einfachen Conductors in centripetaler Richtung habe. Es fragte sich, ob von dem von uns angenommenen Standpunkte aus sich die Ansicht *Henle's* nicht doch rechtfertigen ließe. Verlangen wir für den Acusticus selbst nicht die Beibehaltung dieses Standpunktes, und betrachten diesen Nerv wirklich als bloßen Conductor, so wäre es auch in diesem Falle möglich, daß die Wirkung eines an seinem peripherischen Ende vorübergegangenen Wellenzuges hinterher in gleicher Weise aus inneren Ursachen an derselben Stelle reproducirt werden könnte, eben deshalb, weil es in der Wirkung der Schallwellen auf den Acusticus gelegen ist, daß aus der Durchkreuzung jener nicht eine Vermischung des Eindruckes in diesem entsteht, wie dieses allerdings bei dem gleichzeitigen oder schnell hinter einander erfolgenden Auffallen zweier farbiger Strahlen auf einen Netzhautpunkt unvermeidlich erscheint. Ich erkenne demnach zwar mit *Lotze* keine Nothwendigkeit, »Processe im Nervensystem für *nie fehlende* excitirende Voraussetzungen der Erinnerungsbilder anzusehen,« glaube aber doch, daß bei dem Acusticus solche Processe an seinem in dem Sinnesorgan gelegenen Theile denkbar sind, und besonders dann annehmbar, wenn sich bei einer gewissen Lebhaftigkeit des Gehörsphantasma gleichzeitig eine gesteigerte Erregung des ganzen Nervensystems nachweisen läßt, wie ich dieses an mir selbst einige Male erfahren habe, als mir eine Melodie mit ihrer vollen Begleitung in allen Details vor dem Ohre erklang, obgleich ich auch mit der größten Willensanstrengung nicht im Stande bin, Aehnliches im Gedächtniß absichtlich zu reproduciren.

Die Rückwirkung geistiger Thätigkeit auf das Sinnesorgan giebt sich

---

[1]) Derartige Fälle finden sich gesammelt bei *Lincke* l. c. p. 567.
[2]) Dieses Handwörterbuch Bd. III. pag. 171.

Digitized by Google

dadurch zu erkennen, daß wir durch sie das Gehör willkürlich schärfen können, wie bei dem Horchen oder dem Versuch, aus einer Summe von spielenden Instrumenten vorwaltend die Töne eines einzigen zu verfolgen. Ob im letzteren Fall irgend welche Veränderungen, eine Art Stimmung in den akustischen Apparaten eingeleitet werde, läßt sich schwer beweisen, wahrscheinlicher bleibt, daß in den Nerven selbst eine veränderte Erregbarkeit hervorgerufen wird, von der wir freilich nicht sagen können, welcher Natur sie ist.

Im ersteren Fall entstehen meist unabsichtliche und absichtliche Bewegungen, durch welche wir das Eindringen der Schallwellen in das Ohr begünstigen. Der Mund wird geöffnet, um die äußere Oeffnung des Gehörganges mittelst der Gelenkfortsätze des Unterkiefers zu erweitern, indem jene als unvollkommenes Ginglymoidalgelenk die benachbarten weichen Theile nach vorn und unten ziehen. Bewegungen des ganzen äußern Ohres, welche bei Thieren so häufig beobachtet werden, kommen beim Menschen selten vor; wohl mögen aber Zusammenziehungen der kleinen Muskeln Spannungen im Ohrknorpel erzeugen, welche sein Vermögen, in Schwingungen zu gerathen, merklich steigern. Auch entferntere Muskelgruppen gerathen beim Horchen in Contraction, um den physiognomischen Ausdruck dieses Willensimpulses zu vervollständigen; besonders charakteristisch ist die parallele Augenachsenstellung meist mit seitwärts gewendetem Blick. Die Entstehung der dabei unwillkürlich auftretenden Bewegungen findet vielleicht ihre Erklärung in der Nachbarschaft der Faserursprünge des Acusticus und verschiedener motorischer Nerven.

Schließlich haben wir das Vikariren anderer Nerven für den Acusticus zu besprechen, so wie die bei Gehörsempfindungen mit betheiligten Nerven zu berücksichtigen.

Bekanntlich sind den übrigen Sinnesorganen, mit Ausnahme des Auges, außer den eigentlichen Sinnesnerven noch andere Empfindungsnerven beigegeben, welche eine gewisse Aufgabe für den Sinn zu erfüllen haben, und welche wegen der Natur des Licht- und Farbe-Empfindung verursachenden physikalischen Vorganges nur bei dem Auge nicht in Anwendung zu bringen waren. So empfinden wir neben Geruch und Geschmack häufig noch gewisse andere Wirkungen der aufgenommenen Stoffe, wobei sich diese als Gefühle mit der Sinneswahrnehmung zu einem Empfindungsganzen vereinigen, dessen Componenten sich in Versuchen oder pathologischen Fällen erkennen lassen. Durschneidung des Olfactorius hebt die von flüchtigem Ammoniak oder von Säuren ꝛc. herrührende, durch den Trigeminus vermittelte Empfindungsqualität des Beißenden, Stechenden ꝛc. durchaus nicht auf. Ebenso kann dergleichen bei vollkommenem Mangel des Olfactorius bestehen, wie Pressat [1]) einen derartigen bei einem Menschen beobachteten Fall mittheilt.

Was das Gehörorgan betrifft, so haben wir schon angedeutet, daß mechanische Wirkungen gewisser Schallwellen auf die Empfindungsnerven des Gehörganges und der Paukenhöhle nicht nur zu vermuthen, sondern mit ziemlicher Gewißheit vorauszusetzen sind; und daß diese die eigentliche Gehörswahrnehmung begleitende Empfindung auf den Gesammteindruck gewiß nicht ohne Einfluß ist. Ich glaube an dieser Stelle eine Bemerkung nicht verschweigen zu dürfen. Woher kommt es, daß keine einzige Farbe existirt, welche als solche uns so widerlich ist als gewisse Töne, an deren Wahrnehmung sich

[1]) Dissert. inaugur. Paris 1837 Nro. 441

nicht die geringste Spur einer solchen Erinnerung oder Reflexion anknüpft, welche uns aus entfernteren Ursachen diese Töne eben unangenehm macht? Die Mißklänge der Farben und Töne rufen in ästhetischer Beziehung ein Mißbehagen hervor, welches aber ganz anders ist als jenes physische Gefühl, das ein schrillender Ton erzeugt. Auch ist es an diesem nicht die Intensität, deren Größe solchen Effect erzeugt, sondern der Modus seines Entstehens, wobei seine Intensität sehr gering sein kann. Wie wir wissen, führt der Acusticus keine empfindenden Fasern, das physisch Unangenehme setzt aber Schmerzgefühle vermittelnde Nerven voraus; kommt daher bei einem Gehörseindruck ein derartiges Gefühl nebenbei zu Wege, so kann es nicht durch Fasern des insensiblen Acusticus, sondern nur eines anderen sensiblen Nerven eingeleitet werden. Es ist also nicht der Ton, welcher als solcher nur von ersterem, nicht aber von letzteren aus zur Wahrnehmung gebracht werden kann, sondern die neben hergehende Empfindung ruft jenen widrigen Eindruck hervor, den manche Schwingungen erzeugen.

Dies bleibt auch wahr, wenn man die Erklärung vorzieht, daß gewisse Töne eine derartige Erregung im Acusticus mit sich bringen, bei welcher ihre Uebertragung auf sensitive Nervenursprünge im Centralorgan besonders begünstigt wird: immer wird aber die Intervention sensibler Nerven hiebei statuirt bleiben müssen, wo ein einen Sinneseindruck begleitendes physisches Schmerzgefühl auftritt.

Damit haben wir schon die Frage nach dem möglichen Vikariren anderer Nerven für den Acusticus erledigt. Behaupten wir von letzterem, daß er für sich nicht den physischen Schmerz vermitteln könne, so setzen wir auch von jedem anderen als dem akustischen Nerv voraus, daß er keine Tonempfindung dem Bewußtsein entgegenzubringen vermöge. Ruft leises Streichen der Wange eine solche hervor, so ist sie allein erklärbar aus einer centralen Irradiation von Trigeminusfasern auf den Acusticus, wie denn auch alle beigebrachten Beweise für die entgegengesetzte Ansicht als nicht stichhaltig zu verwerfen sind [1]).

Teleologischer Theil.

I. Zweck des Hörens als Sinneswahrnehmung.

Wir stellten am Schlusse der Einleitung dreierlei Gesichtspunkte auf, unter welchen wir die Zwecke des Gehörorganes betrachten können. Es hat das Gehörorgan nämlich einen allgemeinen Werth für uns gegenüber der Außenwelt, indem sich dadurch ihre Natur unserem Sinn weiter erschließt, einen rein subjectiven durch Befriedigung gewisser ästhetischer Bedürfnisse und

[1]) cf. Longet, Anat. u. Physiol. des Nervensystems, übersetzt von Hein. Bd. II. pag. 139. ff.

Digitized by Google

einen der Gattung zu gute kommenden, durch Ermöglichung der Mittheilung geistiger Fortschritte der Individuen unter einander.

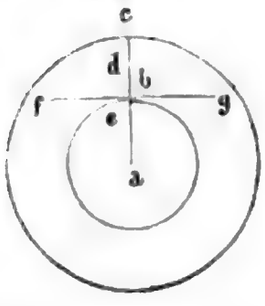
Der erst genannte Gesichtspunkt ist es, unter welchem wir hier den Zweck des Gehörorganes aufzufassen haben.

Schwingungen des Aethers, welche die Lichtentwickelung begleiten, vermag nur unser Auge aufzufassen, Schwingungen der palpablen Materie dagegen das Ohr, dessen Nerv zu gleicher Zeit die Fähigkeit besitzt, die Auffassung solcher Schwingungen als Ton- oder Schallempfindung einzuleiten. Man hört nun häufig sagen: die Schallwellen an sich sind tonlos, und es existirt kein Klang noch Ton, wo kein Ohr ist, wie kein Hell da ist, wo das Auge fehlt. Diese Ausdrucksweise bedarf, wenn sie nicht Mißverständnisse hervorrufen soll, eines Commentares; denn ohne ihn könnte man auf die Idee gebracht werden, als entwickelte der äußere Impuls nur eine aller Realität entbehrende Phantasmagorie in unseren Sinnen. Die Feststellung des Begriffes der Eigenschaft sichert uns davor. Eigenschaft ist nicht etwa ein Ding an einem Ding, sondern der Ausdruck für die Wirkung eines Dinges bei seinem Zusammentreffen mit einem zweiten. Mit dem letzteren wechselt gleichzeitig häufig auch jene Wirkung, und dann schreiben wir eben dem Dinge verschiedene Eigenschaften zu; nie aber können wir verlangen, daß eine bestimmte Eigenschaft unter allen Bedingungen aufträte.

Genug also; eine Eigenschaft der Lichtwellen ist es: wenn sie mit dem Sinnesnerven zusammentreffen, Empfindung des Hell und der Farbe hervorzurufen, und hieran hat die reale Beschaffenheit der Lichtwellen ebenso viel Antheil als die des Sehnerven. Ein Körper kann hart sein gegen einen zweiten; trifft er aber nie mit demselben zusammen, so wird seine Härte sich auch nicht bewähren können, gleichwol aber würden wir Unrecht thun, ihm die Härte ganz abzusprechen. Ebenso verhält es sich mit dem Ton: er ist und bleibt eine Eigenschaft der Schwingungen, welche im Zusammenstoß mit dem lebendigen Hörnerv in uns die Vorstellung des Tones erweckt.

Zweierlei Schwingungen sind alle Körper fähig. Bei der einen pflanzt sich die Unruhe von dem einen Punkt *a*, Fig. 75, in der Richtung des Radius *e* oder des Radius *d* fort: longitudinale Schwingung; gleichzeitig kann jedes Molekül in der Richtung der Tangente *f g*, also tangential, hin und her bewegt werden, wie solches auch bei Schwingungen der Luft in gedeckten Pfeifen gleichzeitig vorkommen kann [1]). Es entsteht nun die Frage: vermag das Ohr beide Arten von Schwingungen aufzufassen oder bloß die eine? Valentin läßt es unentschieden, ob tangentiale Schwingungen gar nicht percipirt werden können; Müller äußert sich dahin, daß alle Wellen auf Schwingungen des Labyrinthwassers reducirt würden, und als solche natürlich bloß als longitudinale wirken könnten. Bei allen auf die Flüssigkeit des Vorhofes und der Bogengänge fortgepflanzten Schallwellen ist eine andere Annahme gar nicht möglich, ebenso bei den durch das runde Fenster oder von dem Vorhof aus in den Spiralgang der Schnecke respective die dort ebenfalls befindliche Endolymphe übergegangenen Schwingungen gilt das Gleiche. Unmöglich wäre es nicht, daß Vibrationen der Kopfknochen, welche durch Schallwellen hervorgerufen

Fig. 75.



[1]) cf. Valentin, Physiologie des Menschen. II. Auflage, Bd. II. 2. Abthl. pag. 54.

Digitized by Google

sind, tangentiale Schwingungen in der gezahnten Platte des Spiralblattes erzeugten, oder daß überhaupt dieser Theil des akustischen Apparates solcher Schwingungen fähig wäre. Hievon jedoch später bei der Untersuchung der Auffassung musikalischer Tonverhältnisse.

Das Ohr ist stets den Schwingungen der Medien seiner Umgebung zugänglich. Jeder Schallwellen erzeugende Vorgang um uns wird uns durch das Ohr bewußt, und durch dasselbe erfahren wir zunächst eben, daß ein solcher Vorgang sich ereignet. Stets also wird unsere Aufmerksamkeit auf dergleichen durch das Ohr rege erhalten, was hierbei um so leichter geschieht, als der Ort eines solchen Vorganges viel mehr gleichgültig ist als bei jedem anderen Sinne, denn von allen Punkten rings um uns her können die Schwingungen zu dem immer wachen Sinn dringen. Werthvoll ist dabei eigentlich nur, daß wir überhaupt einen Schall vernommen haben. Der Schall ist für das Ohr, was für das Auge das Hell, d. h. beides sind Signale der Thätigkeit des Sinnesnerven und zwar in der einfachsten Form; wenn man so sagen darf: das Allgemeine, was jeder Gehörsempfindung ganz abgesehen von allen ihren anderen Eigenthümlichkeiten zukommt. Erst eine Erweiterung erhält der Begriff durch die Nüancen der Intensität, welche man mit Schall und Hall häufig verbindet. Die Ursache einer Gehörsempfindung kann schon in einem einzigen einmaligen Impuls auf unseren Nerv gelegen sein. Sprechen wir von einem Schall, an welchem wir auch mit der größten Aufmerksamkeit nichts weiter als dies Allgemeine unterscheiden können, so haben wir dessen Ursache in einem einzigen Stoß auf den empfindenden Nerv zu suchen; trifft dieser den Nerv mit einer erheblichen Intensität, so nennen wir ihn Knall. Es fragt sich, ob außerhalb des Gehörorganes, z. B. also in der Luft, ein so einfacher Stoß als solcher sich bis zu dem Gehörnerv fortpflanzen könne, oder ob außerhalb des Gehörorganes, also etwa in der Luft, ein so einfacher Stoß eine wenn auch sehr kleine Periode von Wellen jedesmal vor dem Ohr oder innerhalb desselben erzeugen müssen. Bei der großen Elasticität der Luft möchte ich fast glauben, wäre gar kein Stoß denkbar, welcher nicht sogleich Wellenbewegung in ihr hervorriefe, die entweder wegen ihrer großen Geschwindigkeit oder Langsamkeit keine Tonempfindung entstehen ließe. Weiter ist bei der Elasticität und der Spannung des Trommelfelles vorauszusetzen, daß bei einer, wenn auch nur einmaligen und momentanen Impression dennoch eine Reihe von Schwingungen in dieser Membran erzeugt werde, welche uns den Grundton des in bestimmtem Grade gespannten Trommelfelles hören ließe. Gewiß ist, daß es Fälle giebt, in welchen nicht die einmalige Impression, sondern deren als Wellenzug auftretende Folgewirkung empfunden wird; ob es Fälle giebt, in welchen diese letztere nicht eintritt, ist unwahrscheinlicher.

Unser Gehörorgan unterrichtet uns weiter mit Hülfe der Erfahrungen, welche wir bei der allmäligen Erziehung unseres Sinnes gewonnen haben, von der Natur der Schallwellen erregenden Vorgänge durch die Qualität der Empfindung, welche dabei entsteht. Die Perception der Geräusche ist es hiebei, worauf sich zumeist unsere Aufmerksamkeit richtet.

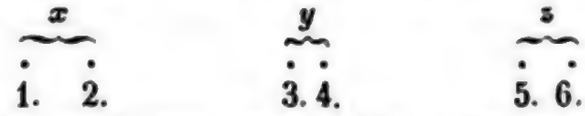
Die Geräusche haben ihre physikalische Ursache darin, daß in der Aufeinanderfolge der in der Luft sich fortpflanzenden Stöße eine Unregelmäßigkeit herrscht, die Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge der einzelnen Stöße jedoch so groß ist, daß das Ohr diese als einzelne nicht mehr voneinander zu unterscheiden vermag. Die Natur der Geräusche ist jedoch keineswegs noch genau genug untersucht, um eine erschöpfende Theorie derselben geben zu können, so

Digitized by Google

daß wir uns begnügen müssen, nur Einzelnes als muthmaßliche Ursache der Verschiedenheit der Geräusche hinzustellen. Vom Standpunkt der subjectiven Auffassung müssen wir reine oder einfache, und unreine oder complicirte Geräusche unterscheiden. Das einfache Geräusch setzt voraus, daß an ihm selbst keine bestimmte Tonhöhe und zweitens neben ihm nicht gleichzeitig ein Ton gehört werde. Eine Betrachtung der physikalischen Bedingungen der Geräusche überhaupt läßt jedoch vermuthen, daß solche äußerst selten, vielleicht nie zu Stande kommen können, und daß an fast allen Geräuschen bei strenger Aufmerksamkeit eine bestimmte Tonhöhe noch erkannt werden kann. Schon der Sprachgebrauch deutet dies an durch die verschiedenen dunklen oder hellen Vocale in den Geräusche bezeichnenden Wörtern: Schnarren, Schnurren, Rauschen, Rollen, Zischen, Schwirren ꝛc. Directe Versuche hierüber anzustellen, dürfte bis jetzt kaum möglich sein. Analysiren wir zuerst jedoch die Geräusche ganz abgesehen von dieser Frage. Es gehört dazu eine Reihefolge von Stößen. Die Versuche zeigen, daß man von dem Savart'schen Rad alle Zähne bis auf zwei wegnehmen kann, ohne daß der Ton verändert wird, wenn die Umdrehungs-Geschwindigkeit des Rades nur dieselbe bleibt. Es ist also ganz gleichgültig, wie viele Stöße in einer gegebenen Zeit den Nerv treffen, und es kommt sonach allein auf die Distanz zweier Stöße an, um einen Ton von bestimmter Höhe zu erzeugen, wofern nur diese Distanz nicht ein gewisses Maximum oder Minimum überschreitet, das wir später kennen lernen. Bei einem Geräusch darf nun wenigstens nicht die eine, nämlich die erstere Gränze überschritten werden, sonst hören wir eben bloß einzelne Schalle und kein Geräusch.

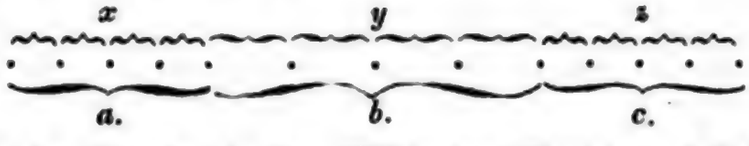
Das Gefühl der Distanz, wenn es dafür ein wahrnehmendes Organ giebt, muß hiebei so gut wie bei Entstehung einer Tonempfindung vorhanden sein. Gesetzt nun, wir hätten eine Succession von Stößen in der Weise: *x y z* (Bezeichnung der verschiednen Distanzen der Stöße), so ist offenbar, daß dieses gleich ist einer raschen Succession von drei Tönen, die wir mit *a. b. c.* bezeichnen wollen.

Schematisch wollen wir diese Periode von Stößen zuerst so betrachten:



Es wären dieses drei Paare von Stößen; ferner sei der Zeitraum zwischen dem ersten und zweiten, zweiten und dritten Paar = Null, also:

so können drei Töne nur mit größter Schwierigkeit vielleicht gar nicht unterschieden werden, weil die Nachwirkung von dem einen Ton sich mit dem neuen vermengt, wenn die Stöße einen gewissen Grad von Intensität besitzen. Vergrößern wir aber die Periode durch mehrere immer in gleichen Intervallen sich wiederholende Stöße etwa so:



so ist das Ohr im Stande, in der Mitte der Periode vielleicht den Ton *a* oder *b* oder *c* zu unterscheiden, während Anfang und Ende getrübt wird durch

Digitized by Google

die Nachwirkung der vorausgegangenen Stoß-Intervalle. Nach diesem sollte man vermuthen, daß wir überhaupt nicht im Stande sind gleichzeitige Töne auseinander zu halten, sondern gezwungen wären, diese in ihrer Summe aufzufassen. Es steht dies der gewöhnlichen Ansicht entgegen, daß wir den Accord wirklich als Dreiklang und nicht als eine der Empfindung eines Tones gegenüberstehende Empfindungsqualität percipiren. Hierüber müssen wir später sprechen.

Offenbar ist, daß so Geräusche entstehen können, wovon man sich am Savart'schen Rad leicht überzeugt, und daß hier die Nachwirkung allein die Ursache abgiebt, lehrt das einfache Raisonnement; sonst könnten wir eben nur einzelne Töne hintereinander, nicht aber ihre Verschmelzung als Geräusch hören.

Ist aber der Zeitraum zwischen je zwei Paar Stößen nicht $=0$, sondern hat er eine bestimmte Größe, welche ganz nahe dem Minimum fällt, bei dem wir noch einen Ton wahrnehmen, so wird dadurch ein neues Intervall erzeugt, durch das wenigstens die Nachempfindung des ersten Stoßpaares modificirt werden kann.

Wenn nun weiter immer zwischen je zwei paar Stößen ein Intervall liegt, und diese Intervalle verschieden an Größe sind, so wird das Geräusch nothwendig noch complicirter und bei großer Geschwindigkeit und Intensität der einzelnen Stöße die Schwierigkeit immer größer, die einzelnen Distanzen derselben als Empfindungsqualitäten zu sondern und aufzufassen.

Wenn nun aber eine bestimmte Distanz vorwaltend häufig vorkommt, so daß das Schema des Geräusches etwa folgendermaßen aussieht:

so wird diese die Tonhöhe des ganzen Geräusches bestimmen können.

Im Bisherigen haben wir angenommen, daß jede Distanz zweier Stöße als Ton vernommen werden könne, weil das Experiment unzweideutig zeigt, daß zwei Zähne des Savart'schen Rades bei bestimmter Umdrehungsgeschwindigkeit einen Ton hervorbringen können. Allein so groß auch die Schärfe eines gebildeten Ohres ist, so kann es trotzdem nicht alle zwischen der kleinsten und größten Distanz gelegenen weiteren Distanzen unterscheiden, wie wir bei der Betrachtung unserer Tonleiter kennen lernen werden. Es können somit also auch Geräusche entstehen dadurch, daß die Distanzen je zweier Stöße zwischen die fallen, welche wir als wirkliche unterscheidbare Töne vernehmen können. In einem solchen Falle würde das Geräusch ein sogenanntes reines sein, an welchem ein nebenhergehender Ton oder eine Tonlage des Geräusches im Allgemeinen durchaus nicht unterschieden und bemerkt werden kann. — Denken wir aber an die Entstehung eines Geräusches, bei welcher also die Aufeinanderfolge der einzelnen Stöße von keinem bestimmten Gesetz der Periodicität beherrscht, so zu sagen zufällig ist, so wird die Wahrscheinlichkeit viel größer sein, daß darunter viele Distanzen vorkommen, welche wir als Töne aufzufassen geübt sind, als gar keine. — Endlich ist bekannt, daß das Ohr in der Secunde nicht mehr als neun aufeinanderfolgende Laute deutlich unterscheiden kann; ist die Summe der Töne in diesem Zeitabschnitt größer, so fließen sie ineinander und es entsteht auf diese Weise ein Geräusch aus lauter an sich reinen einzeln wohl bestimmbaren, allein bei beschleunigter Succession nicht mehr auffaßbaren Tönen.

Ueberblicken wir hiernach die Natur der Geräusche überhaupt, so scheint

Digitized by

uns die bisherige Definition von Geräusch nicht ganz richtig. Sie lautete nämlich immer: »durch die schnelle Succession mehrerer Stöße von ungleichen Zwischenzeiten entsteht ein Geräusch oder Gerassel.«

Wir müssen dagegen behaupten: Ein Geräusch entsteht entweder durch eine Succession von Perioden (Paaren) einzelner Stöße, deren mehr als neun auf eine Secunde kommen, oder durch eine Succession von Stößen, deren Intervalle unregelmäßig und wiederum kleiner als $^1/_9$ Secunde sind, oder Intervallen, welche nicht solchen Distanzen entsprechen, die wir als Töne aufzufassen geübt sind, wobei es denn gleichgültig ist, ob durch solche Distanzen erzeugter Schalle mehr oder weniger als 9 auf eine Secunde treffen.

Ein Geräusch kann also aus Tönen oder aus nicht bestimmbaren Schallen zusammengesetzt sein, und das Wesentliche des Geräusches beruht auf der eine Distinction der einzelnen Stoßintervalle nicht mehr zulassenden beschleunigten Succession der einzelnen Stöße. Denn auch bei der größten Unregelmäßigkeit dieser Intervalle oder Distanzen könnten wir, wenn wir überhaupt jede einzelne als Ton aufzufassen im Stande sind, bei weniger als 9 Paaren von Stößen in der Secunde die neun Töne als verschiedene noch percipiren, ohne daß dadurch ein Geräusch entstände.

Entstehen, wie wir sahen, Geräusche nicht sowohl nach bestimmten, den schallenden Körpern innewohnenden Gesetzen, welche sich in einer streng regelmäßigen Periodicität der Wirkungen äußern, wie dieses bei den elastischen tönenden Körpern der Fall ist, sondern ist ihr Auftreten von der Succession der einzelnen Stöße zunächst bedingt, welche von Moment zu Moment durch gewisse weitere, außer den schallenden Körpern gelegene Vorgänge erzeugt werden müssen, so ist begreiflich, wie wir nach und nach lernen können, aus der Form der Geräusche die Natur der Vorgänge zu erkennen. *Welche* Körper bei diesen Vorgängen betheiligt sind, abstrahiren wir aus den die Geräusche meist begleitenden *Tönen* und *Klängen*.

Dieses ist das Dritte, was unserem Bewußtsein die sinnliche Wahrnehmung entgegenbringt. Wir bekommen durch sie nämlich Aufschluß über gewisse innere *Zustände* der Körper, in deren Masse unser Auge nicht zu dringen und unsere Tastorgane nicht zu reichen vermögen. Sehr schön sagt *Lotze*[1]) von den Schwingungen der Körper: »einen sinnlichen Geist treffend, vergeht sie nicht ganz, und als der erste volle und lebendige Hauch, der das inhaltlose todte Gerüste der Raumwelt durchweht, bricht der Klang hervor — ... das Wesen jeglichen Dinges spricht aus dem Klange, den wir ihm entlocken. Nicht mehr an der Kraft, die er ausübt, nicht an der Größe seines Widerstandes gegen äußere Gewalten schätzen wir jetzt die Härte, die Dichtigkeit, die Sprödigkeit und Federkraft des Körpers; vielmehr in der Fülle der Klänge, in ihrer Weichheit oder Herbigkeit, in dem Schneidenden oder Abgerundeten und Feuchten des Schalles glauben wir erst zu fühlen, weß Geistes Kinder alle jene Eigenschaften sind, und welche wahrhafte Härte und Sprödigkeit, welche wahre Weichheit des Wesens und Daseins in der Welt sich hinter jenen äußerlichen Gestalten räumlich wirkender Kräfte verhüllt.«

Ton und Klang ist von innern Gesetzen beherrscht, wie immer der Vorgang beschaffen sein möge, welcher ihn den Körpern entlockt. Es sind die Gesetze der Elasticität; denn die der Schwere erzeugen wohl auch regelmäßig von der Art des äußern Impulses nicht direct abhängige Wellenbewegungen

[1]) Ueber Bedingungen der Kunstschönheit in den Göttinger Studien. 1847.

Digitized by Google

in Flüssigkeiten; allein diese Schwingungen sind zu langsam, als daß sie Tonempfindungen vermitteln könnten. Das nur natürlich erzogene Ohr vermag aus der Verschiedenheit der Töne auf die Natur der tönenden Körper zu schließen, ohne jene Gesetze zu ahnen, bloß geleitet von der Erinnerung und allmälig gewonnener Erfahrung; uns aber liegt es hier ob, wenigstens die wichtigsten Gesetze, denen Ton und Klang sein Entstehen verdankt, zu berühren [1]).

Tonempfindung erregen solche Schwingungen fester oder luftförmiger Körper, welche sich auf eine Summe von im Minimum zwei Stößen auf den Nerv reduciren lassen; die Qualität der Empfindung wechselt mit der Distanz dieser Stöße, und wenn die Periode der letzteren eine größere Anzahl als zwei umfaßt, so wird, wenn die Reinheit des Tones erhalten bleiben soll, ein Gleichbleiben der Distanzen unerläßlich gefordert. Ein Ton, wenn auch nicht so vollkommen rein, kann aus Summen regelmäßig wiederkehrender Geräusche entstehen, wie wir ihn durch Umdrehen des Savart'schen Rades, dessen Zähne gegen ein Blättchen schlagen, zu erzeugen vermögen. Bei diesem Instrument wird die Regelmäßigkeit der Periodicität bedingt durch die Regelmäßigkeit der Zahnstellung auf der Peripherie, bei der Sirene durch die regelmäßige Stellung der Löcher am Scheibenrand, bei einem tönenden Körper durch die Elasticität, welche nur bestimmte stets gleichbleibende Schwankungen über die Gleichgewichtslage hinaus den kleinsten Theilchen erlaubt, während die Größe der Elongation erregter Schwingungen theils von der Größe der Masse, theils von der Cohäsion der Molecule (Spannung), theils vielleicht auch noch gleichzeitig von anderen Bedingungen abhängig ist, wie z. B. bei den Gasarten von der Verschiedenheit ihrer specifischen Wärme.

Fortschreitende und stehende Schwingungen, Beugungswellen und Verdichtungswellen können an tönenden Körpern auftreten: in allen Fällen geschieht aber die Fortpflanzung der Tonwellen durch Verdichtungs- und Verdünnungswellen (Wellen des fortschreitenden Stoßes). —

So umfangreich auch die Scala der Töne ist, welche sich durch die Summe der in einer bestimmten Zeiteinheit (Secunde z. B.) vollführten Schwingungen von einander unterscheiden, so wenige werden verhältnißmäßig von dem nicht musikalisch gebildeten Ohr aufgefaßt, um aus ihnen die Natur oder Masse des tönenden Körpers zu errathen. Viel feiner unterscheidet dagegen auch das wenig gebildete Ohr die Klänge, und diese sind es, aus welchen mit viel größerer Sicherheit ihre Quelle bestimmt wird. Es liegt dies 1) in der Beschaffenheit der bei weitem größeren Mehrzahl der tönenden Körper, welche so äußerst selten vollkommen homogene, theilweise wenigstens die vollkommene Reinheit des Tones bedingende Massen darstellen; 2) in der Art, wie die Töne den Körpern entlockt werden, welche wiederum öfter eine verschiedene als stets die gleiche sein wird; 3) in der Umgebung des tönenden Körpers, welche abermals nicht immer die nämliche, sondern sehr häufig eine verschiedene ist. Diese drei auf den Klang offenbar influirenden Dinge interessiren uns aber gleich von Anfang an viel mehr als die Aufsuchung solcher Körper, welche die reinsten Töne geben, wobei wir eben auch schon an dem Versuch meist scheitern, wenn wir ihn auch machen wollen.

Hieraus ersieht man schon, was ich hier unter Klang verstanden haben

---

[1]) Um Wiederholungen zu vermeiden, versparen wir manches hierher Gehörige auf den Artikel »Stimme«.

Digitized by Google

will: nämlich das Timbre, und nicht etwa die Bezeichnung des Sonoren, Reinen ꝛc. der Töne, in welcher Bedeutung besonders das Wort »klangvoll« so häufig gebraucht wird.

Die Klänge zu bestimmen ist deshalb so schwierig, weil uns, wenn ich so sagen darf, die prismatische Reinheit eines Tonbildes ganz fehlt, welche bei den Farben in dem Spectrum den Ausgangspunkt bildet. So viel ist gewiß, daß sehr häufig die Klangfärbung eines Tones durch Vermischung mehrerer Schwingungen in der Empfindung entsteht, und hervorgerufen ist durch neben einem Ton hergehende Geräusche. Bei der Trommel sind es die Vibrationen des Holzes und der gespannten Schnüre, bei der Trompete die Erzitterungen des Metalles, oder es sind primär verschiedene, gleichzeitige und an sich gleiche Schwingungsmengen, wie bei einer an der Nähe ihres einen Befestigungspunktes gezerrten Saite, oder es sind verschieden große resonirende Luftmassen, wie bei Violin und Viola oder Cello. Meistens sind mehrere dieser bezeichneten Ursachen gleichzeitig wirksam, eine Schwierigkeit mehr, unter den mehrfachen möglichen Ursachen die in dem concreten Fall den Klang wirklich bestimmenden ausfindig zu machen.

II. Zweck des Hörens für das ästhetische Bedürfniß.

Die ästhetische Auffassung der Gehörempfindungen überhaupt beschränkt sich zunächst auf die der Töne, wobei es für das Bewußtsein gleichgültig bleibt, welcher Natur die Mittel sind, durch welche die Töne hervorgerufen werden. Die Qualität der Empfindung, also das von allen materiellen Mitteln abgelöste Subjective ist es hier, in deren wechselvollem Spiel sich der Genuß ergeht. Es wäre denkbar, daß alles, was die Bewegung der Melodien, die Wogen der Harmonien, der Streit der Dissonanzen, die gebieterischen Wirkungen der Taktschläge in dem Gefühl erregt, ohne alle äußere Veranlassung aus dem lebendigen Schaffen der Phantasie empor keimte; doch da dem Menschen in dem Ohr ein Organ gegeben ist, durch welches die Wirkungen tönender Körper in jene Gefühle sich übersetzen lassen, so müssen wir zunächst den ganzen Umfang der möglichen Einflüsse und mitfolgenden Erregungen kennen lernen und Untersuchung pflegen, ob in dem Gehörorgan gerade für diese Art regelmäßig periodischer Schwingungen vielleicht ein eigener musikalischer Apparat angebracht ist, wie früher mehrfach behauptet worden.

Stecken wir die äußersten Gränzen vernehmbarer Töne ab, so ist die geringste Schwingungsmenge nach Savart's [1]) Untersuchungen 16 (entsprechend 8 Stößen), die größte 24000 in der Secunde (entsprechend 12000 Stößen des gezahnten Rades).

Es werden zwar nicht alle Tonunterschiede aufgefaßt, allein die Feinheit der Unterscheidung zweier Töne geht dennoch sehr weit. Nach A. Seebeck's [2]) Beobachtungen vermag ein wohlgeübtes Ohr eine Differenz von einer Schwingung auf 1200, also ein Intervall von $^1/_{13}$ des syntonischen

[1]) Annal. de chimie et de physique. Tom. 44 pag. 337, Tom. 47 pag. 63.
[2]) Poggend. Annalen Bd. LXVII. pag. 464.

Digitized by Google

Kommas noch zu unterscheiden, jedoch ist dieses nicht für alle Töne bei ein und demselben Ohr gleich; im Allgemeinen ist die Unterscheidungskraft bei der Quinte größer als bei der Octave. —

Wir haben jetzt die musikalischen Tonverhältnisse selbst zu besprechen, müssen uns aber in dieser Beziehung hier in größter Kürze fassen und auf die ausführlicheren Werke von Chladni und Anderen verweisen [1]).

Unison sind zwei Töne, welche von zwei Körpern herrühren, die in gleicher Zeit die gleiche Anzahl von Schwingungen vollbringen. Je größer die Schwingungsmenge in der gleichen Zeit, um so höher ist der Ton im Verhältniß zu einem zweiten mit geringerer Schwingungsmenge. Der Ton, mit welchem man andere vergleicht, ist der Grundton, und das Verhältniß zwischen zwei Tönen heißt das Intervall.

Ist das Intervall durch ganze Zahlen ausdrückbar, so ist es ein consonirendes; wenn nicht: ein dissonirendes. Verdoppelt sich die Schwingungsmenge des Grundtones, so giebt dies die Octave, die von jenem durch die sechs Töne: Secunde, Terz, Quarte, Quinte, Sexte und Septime getrennt ist. Diese acht Töne bezeichnet man bei uns mit:

C. D. E. F. G. A. H. c.

Das tiefste C ist das der offenen 32 Fuß langen Orgelpfeife, dann folgt

als seine Octave das Contra C, dann das C und sofort bis zu c, während das siebengestrichene c der $^1/_{32}$ Fuß langen Pfeife nicht mehr musikalisch ist. So umfaßt also das Bereich der musikalischen Töne neun Octaven. Die Aufeinanderfolge solcher Töne giebt die diatonische Tonleiter.

Hiermit begnügte sich die Musik jedoch nicht, sondern benützt noch zwischen diesen Tönen gelegene sogenannte halbe, welche als Erhöhung des tieferen, oder Erniedrigung des höheren angesehen werden und jenachdem einen verschiedenen Namen bekommen. Von C ab heißen die erhöhten ganzen Töne:

Cis Dis Eis Fis Gis Ais His;

die durch Erniedrigung entstandenen:

Ces Des Es Fes Ges As b.

Die Fortschreitung von den ganzen zu den halben Tönen nennt man chromatisch, von einem halben Ton zu dem nächsten halben enharmonisch. Unser gegenwärtiges Musiksystem ist ein zusammengesetztes: diatonisch-chromatisch-enharmonisches.

Die auf ganze Zahlen reducirten Schwingungsmengen der ganzen Töne verhalten sich folgendermaßen zu einander:

24	27	30	32	36	40	45	48
C	D	E	F	G	A	H	c.

Macht C 24, so muß D 27 Schwingungen in derselben Zeit machen u. s. w.

In unserer Musik haben wir zwei ihrem Charakter nach sehr verschiedne Tonarten, je nachdem wir C oder A als Grundton der diatonischen Tonleiter annehmen. Im ersteren Fall bezeichnet man sie mit Dur, im letzteren Moll. Die Zahlenwerthe jener verhalten sich zu einander wie folgt:

---

[1]) Lincke l. c. pag. 330 ff.

Digitized by Google

C : D : E : F : G : A : H : c wie:
1 : $^9/_8$: $^5/_4$: $^4/_3$: $^3/_2$: $^5/_3$: $^{15}/_8$: 2 oder wie
8 : 9 : 10
15 : 16
8 : 9 : 10
8 : 9
15 : 16

Drei bestimmte Verhältnisse kehren hiebei mehrmal wieder: 8 : 9 als Intervall eines großen ganzen Tones, 9 : 10 als Intervall eines kleinen ganzen Tones, 15 : 16 als Intervall eines großen halben Tones. Aus der Vergleichung dieser drei ergeben sich zwei neue Verhältnisse.

Der große halbe Ton verhält sich zu dem kleinen ganzen wie $^{16}/_{15}$: $^{10}/_9$ = 144 : 156 = 24 : 26. Verhalten sich nun die Schwingungsmengen zweier Töne wie 24 : 25, so ist, der Werth des ersten = 1 gesetzt, der Werth des zweiten $^{25}/_{24}$, kleiner also als $^{15}/_{16}$. Der dadurch bezeichnete Ton liegt fast in der Mitte zwischen zwei um das Intervall eines großen ganzen Tones verschiedenen, der Werth des Tones, welcher in der Mitte dieses (durch das Verhältniß 8 : 9 ausdrückbaren) Intervalles gelegen ist, beträgt: 8,48.

Ein zweites Verhältniß ergiebt sich durch den Vergleich des kleinen ganzen Tones (9 : 10) mit dem großen ganzen (8 : 9); $^{10}/_9$ verhält sich nämlich zu $^9/_8$ = 80 : 81 = 1 : $^{81}/_{80}$. Dieses Intervall heißt das Komma.

Hieraus läßt sich zeigen, daß Cis nicht vollkommen = Des ist, sondern etwas tiefer. Erhöht man nämlich C um einen kleinen halben Ton, so erhält man Cis = 1 × $^{25}/_{24}$ = 1,04, und erniedrigt man D um eben so viel, so erhält man Des = $^8/_9$ × $^{24}/_{25}$ = $^{216}/_{200}$ = 1,08. Dasselbe läßt sich für Dis und Es, Fis und Ges ꝛc. nachweisen.

Legt man der diatonischen Tonleiter einen andern Ton zu Grunde, so muß man, weil ihre sieben Haupttöne nicht mehr genügend sind, zwischen jedes um das Intervall eines ganzen Tones auseinanderliegende Paar von Tönen einen Zwischenton einschieben. Denn D ist zwar die Secunde von C, E aber nicht ganz von D und F nicht von E; denn es verhält sich nicht:

C : D = D : E = E : F ꝛc. eben so wenig wie:
8 : 9 = 9 : 10 = 15 : 16 ꝛc.

Die Dur-Tonleiter hat eine 12 Intervalle enthaltende Reihe von Tönen:

C. Cis. D. Dis. E. F. Fis. G. Gis. A. Ais. H. c.

Für die Moll-Tonleiter haben wir, wenn A zum Grundton genommen wird, folgende Töne und Zahlenwerthe:

A : H : c : d : e : f : g : a wie
1 : $^9/_8$: $^6/_5$: $^{27}/_{20}$: $^3/_2$: $^8/_5$: $^9/_5$: 2 und C als Grundton genommen: C. D. Es. F. G. As. B. c.

Setzt man den Grundton = I die Secunde = II ꝛc., und bezeichnet man die Dur-Tonart mit D, die Moll-Tonart mit M, so erhält man folgende Zusammenstellung:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII.
D.	1	$^9/_8$	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2
M.	1	$^9/_8$	$^6/_5$	$^{27}/_{20}$	$^3/_2$	$^8/_5$	$^9/_5$	2

Daraus folgt, daß in beiden Tonarten die Werthe der Terz, Quarte, Sexte und Septime nicht gleich sind. Der geringste, dem Ohr kaum bemerkbare Unterschied, nämlich bloß ein Komma, findet bei der Quarte statt.

Digitized by Google

Die Terz, Sexte und Septime der Durtonart nennt man die großen, die der Molltonart die kleinen, wobei sich verhält:

die große Terz zur kleinen wie $^5/_4 : {}^6/_5 = 25 : 24$
» » Sexte » » » $^5/_3 : {}^8/_5 = 25 : 24$
» » Septime » » » $^{15}/_8 : {}^9/_5 = 25 : 24$ d. h.

während die große Terz ꝛc. 25 Schwingungen macht, macht die kleine 24.

Eine völlige Reinheit der Intervalle mit ihren erhöhten oder erniedrigten Tönen und beliebigem anderen Grundton als C giebt es nicht; denn nicht zu jedem anderen Ton als C stehen alle folgenden in gleichem Verhältniß wie bei der von C an gerechneten Reihenfolge der Töne. Man beschränkt sich daher auf 12 von C ausgehende Töne mit 7 ganzen und 5 halben Tönen, und macht alle Abstände derselben einander gleich: so werden alle Consonanzen mit Ausnahme der Octave schwebend (die gleichschwebende Temperatur), wobei die große Terze E etwas hinaufschweben, die Quinte G etwas abwärts schweben muß, wie folgende Zahlenwerthe der Töne der chromatischen Tonleiter ergeben:

Töne.	Gleichschwebende Temperatur.	Ursprüngliches Verhalten.
C	1,00000	1,00000
Cis	1,05946	1,04166
D	1,12246	1,12500
Dis	1,18921	1,17187
E	1,25992	1,25000
F	1,33484	1,33333
Fis	1,41421	1,38889
G	1,49831	1,50000
Gis	1,58740	1,56250
A	1,68179	1,66666
b	1,78180	1,80000
H	1,88775	1,87500
c	2,00000	2,00000

Die Wirkung der Aufeinanderfolge der verschiedenen Töne, wie sie zur Melodie verflochten werden, beruht außer der des Taktes, des Forte und Piano, der Höhe und Tiefe des Tones an sich, worüber wir unsere Ansichten schon ausgesprochen haben [1]), auf der Beziehung der Töne zu einander, baut demnach auf die abklingende Nachwirkung vorhergehörter Töne, fällt also in mancher Hinsicht mit der gleichzeitig angestimmter Töne und deren Consonanzen und Dissonanzen zusammen, welche jetzt besprochen werden müssen.

Häufig wird angenommen, daß das Ohr im Stande sei, mehrere Töne gleichzeitig und getrennt von einander zur Perception zu bringen. Theoretische Bedenken und praktische Erfahrungen an mir und anderen nicht musikalisch Gebildeten lassen mich daran zweifeln. Vernachlässigen wir das Letztere, so scheint mir, um jene Bedenken zu verscheuchen, kein anderer Ausweg als die Annahme eines musikalischen Instrumentes im Ohr, durch wel-

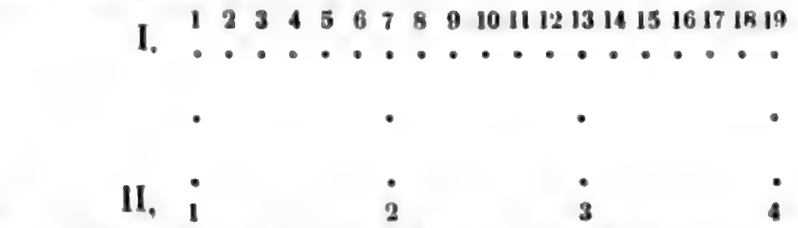
[1]) Dieses Handwörterbuch Artikel »Temperament.«

Digitized by Google

ches die einzelnen Töne je an bestimmten mit Nerven in Verbindung stehenden Punkten mit vorwiegender Stärke und wenigstens relativ gleichen Schwingungsmengen reproducirt würden.

Meine theoretischen Bedenken sind nämlich folgende: Zwei einander folgende Stöße werden bei einer bestimmten Intensität und Geschwindigkeit nicht als zwei, sondern als eine Empfindung aufgefaßt; gewiß ist also, daß zwei rasch sich folgende Einwirkungen auf den Acusticus ebenso verschmelzen wie zwei rasch sich folgende Eindrücke von Farben bei dem Gesichtssinn. Dadurch allein kann Ton und Geräusch als Empfindungsganzes auftreten.

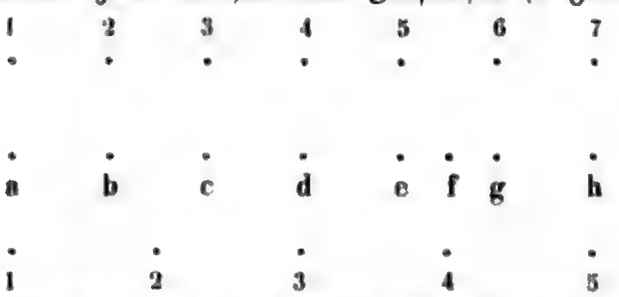
Weiter ist gewiß, daß von einem Tone nie mehr als ein Verdichtungsmaximum seines Wellenzuges in dem Labyrinth in einem Moment vorhanden ist, und daß dieses Maximum in kürzester Zeit das ganze Labyrinth passirt hat, nämlich in weniger als $^1/_{49000}$ Secunde. Es ist also gar nicht daran zu denken, daß eine Empfindung des zuerst erregten Punktes der Nervenausbreitung festgehalten werden könnte, sondern es ist ebenso gut, als läge diese in ihrer ganzen Masse punktförmig in dem Raum, durch welchen die Wellen fortschreiten. Alles was man über die Durchkreuzung der Wellen ohne gegenseitige Störung ꝛc. vorgebracht hat, um mit Hülfe dieser physikalischen Beobachtungen sich die Möglichkeit des Hörens mehrerer Töne zu erklären, ist nicht anwendbar. Jede Impression auf den Hörnerv ruft einen Schall hervor; jedes Maximum einer Welle, welches nie gleichzeitig mit demselben einer zweiten zugehörigen Welle im Labyrinth sich befindet, gleicht einem Stoß. Die Distanzen zweier Stöße bestimmen den Ton; jeder Stoß für sich allein ist dem Ohr gleichbedeutend. Haben wir nun zwei Wellenzüge verschiedener Töne, so fallen unter gewissen Bedingungen zwei Maxima von Zeit zu Zeit in das Labyrinth; in den Zwischenzeiten immer nur eines um das andere z. B. so:



Wir erfahren durch unseren Sinn nichts anders, als daß immer nach Ablauf von sechs Impressionen regelmäßig eine stärkere wiederkehrt, indem das Maximum 7 des Tones I mit dem Maximum 2 des Tones II zu der Gesammtwirkung B sich vereinigt u. s. w. Für den musikalisch nicht Gebildeten vereinigt sich dadurch überhaupt nur die ganze Wirkung zu einer bestimmten Empfindung, welche verschieden ist von der sowohl, welche die Reihe I als die Reihe II für sich allein producirt, und wenn etwa die Impulse 1, 2, 3 der II Reihe eine gegen die der Reihe I große Prävalenz haben, so vernimmt das ungebildete Ohr den Ton II mit einem gewissen, durch die Reihe I hervorgerufenen Klang begleitet. Erst das gebildete Ohr erkennt, daß hier zwei Töne gleichzeitig angestimmt sind, nicht mittelst des Sinnes, sondern der Aufmerksamkeit, welche auf die Distanzen der zusammenfallenden Maxima zu richten gelernt wurde. Es ist also die Auffassung ein Werk psychischer Thätigkeit: der Aufmerksamkeit, wie auch J. Müller annimmt, und nicht unmittelbar bedingt durch den physikalischen oder physiologischen Effect, gerade so wie der Farbenkenner die eine Mischung bildenden Grundfarben leicht zu errathen vermag, trotzdem, daß an sich die Eindrücke hier ebenso miteinan-

Digitized by Google

der verschmelzen müssen, wie dort. Das wäre eine Erklärungsweise. Denken wir uns nun weiter zwei Reihen von Impulsen so geordnet:



so steht je die Hälfte des einen zu der des zweiten in dem Verhältniß 3 : 2. Hier fallen von Zeit zu Zeit in regelmäßigen Abständen die Maxima der Stöße beider Wellenzüge aufeinander, nämlich in a, e, i. Diese Distanzen sind regelmäßig, während a b, b c, c d, d e unter sich nicht alle gleich sind, sondern gleich den Distanzen 0. 2. 1. 1. 2. 0. 2. 1. 1. 2. 0. Liegt nun a, e und i in geeigneter Entfernung auseinander, so können wir einen dritten Ton heraushören, welcher tiefer als die beiden anderen Töne ist, nämlich eine Octave tiefer als II und eine und eine halbe tiefer als I. Dieses sind die sogenannten Tartini'schen Töne, welche uns einen deutlichen Beweis liefern, daß Distanzen, welche auch nicht schon an sich in den Schwingungen der tönenden Körper gelegen sind, sondern sich bei dem Anstimmen mehrerer Töne, wenn ich so sagen darf, zufällig bilden, von unserem Ohr berücksichtigt werden.

Bei dieser Gelegenheit lernen wir auch den Zweck der absoluten Kleinheit des Gehörorganes kennen, welches in seinen wesentlichen inneren Theilen durchaus nicht mit der Größenzunahme des Schädels der Thiere an Umfang wächst, sondern bedeutend zurückbleibt. Der Durchmesser des menschlichen Ohres beträgt, so weit die Nerven reichen, nicht über 8‴. Die Dicke der Wellen, welche durch das Labyrinthwasser gehen, berechnet sich für das C der 32 Fuß langen Orgelpfeife auf 256′, für das Contra C auf 128′, für das große c auf 64′, für das ungestrichene c auf 32′, für das $\overline{c}$ auf 16′, für das $\overline{\overline{c}}$ auf 8′, für das $\overline{\overline{\overline{c}}}$ auf 4′, für das $\overline{\overline{\overline{\overline{c}}}}$ auf 2′, für das $\overline{\overline{\overline{\overline{\overline{c}}}}}$ auf 1′, für das $\overline{\overline{\overline{\overline{\overline{\overline{c}}}}}}$ auf 0,5′, für das schon nicht mehr musikalische siebenfach gestrichene c auf 0,25′, woraus ersichtlich, daß auch von Wellenzügen der höchsten Töne nie mehr als als ein Maximum ihrer Wellen auf einmal in dem Labyrinth die Nervenausbreitung treffen kann. Wäre das Labyrinth größer, und könnten von den höheren Tönen zwei Verdichtungsmaxima gleichzeitig in demselben sich befinden, so würde darüber offenbar der Maaßstab für ihre ursprüngliche Intensität gegenüber tieferen Tönen verloren gehen. Denn hätte ein tiefer und hoher Ton ursprünglich die gleiche Intensität, so würde wegen der Summation der Maxima zweier Wellen hoher Töne, welche bei tiefen nicht eintreten könnte, immer der höhere für stärker gehalten werden als der tiefere, was doch in der Wirklichkeit nicht stattfindet.

Was im obigen Fall bei Tönen von gewisser Höhe und gewisser Dauer deutlich in der Gestalt eines neuen Tones hervortritt, muß, wenn auch nicht immer in Form eines Tones, sondern etwa bloß der Klangfärbung oder der Geräusche, jederzeit bei gleichzeitigem Hören von mehreren Tönen mit in die Empfindung eingreifen.

Es wurde bisher immer angenommen, daß beide Töne ihre Wellenzüge

Digitized by Google

gleichzeitig beginnen. Dies ist in der Wirklichkeit jedoch gewiß der seltenste Fall. Deßwegen ist auf das Entstehen der Tartini'schen Töne in der Musik nicht mit Sicherheit zu rechnen. Sie kommen aber gleichwol häufiger zum Vorschein, als man erwarten sollte, nämlich auch dann, wenn die Maxima der Stöße zweier Töne auch nicht genau aufeinander fallen, sondern bloß approximativ. Daraus folgt weiter, daß die Maxima der Stöße eigentlich nicht die ausgezeichnetste Empfindung in dem ganzen Wellenzug hervorrufen, sondern, was wir empfinden, ist mehr vergleichbar einem zu- und abnehmenden Druck, an welchem wir die Ab- und Zunahme, nicht aber genau den Wendepunkt dieser Vorgänge wahrnehmen. Versinnlichen wir uns den ganzen Eindruck durch eine Wellenlinie, so wird diese complicirt, so wie zwei oder mehrere gleichzeitig angestimmten Töne gehört werden, und kann etwa diese Form

annehmen, welche bei irrationalem Verhältniß der

Schwingungsmengen der Töne unendlich variirt werden kann, je nachdem der eine Ton später als der andere angestimmt wird. Durch welche Mittel wird es möglich, einen solchen Eindruck in seine combinirenden Elemente zu zerlegen, zumal wenn, wie dies in der Mehrzahl der Fälle stattfindet, die Form der Combination bei etwa zwei Tönen wechseln kann, je nachdem sie gleichzeitig oder ungleichzeitig beginnen?

Offenbar reicht jetzt jene erste Erklärungsweise nicht mehr aus; denn es fehlt der psychischen Thätigkeit jeder Anhaltspunkt der Raisonnements.

Es kommen also hiebei doch vielleicht noch physikalische Apparate im Gehörorgan zu Hülfe, durch welche der eine Ton an diesem, der andere an jenem Punkt vorwiegend resonirt bestimmten Nervenfasern übergeben wird.

Hievon sogleich ausführlicher; jetzt nur noch ein paar Worte über musikalische Tonverbindungen. —

Die Combination consonirender Intervalle nennt man einen consonirenden Accord; dissonirend ist der Accord, wenn die Verbindung seiner Töne dissonirende Intervalle zeigt. Der aus Grundton, Terz und Quinte bestehende harmonische Dreiklang wird, wenn die Terz eine große ist, zum Duraccord, wenn es die kleine ist, zum Mollaccord. Beide bestehen aus den gleichen Intervallen $^4/_5$ (große Terz) + $^5/_6$ (kleine Terz); nur geht im Duraccord die große der kleinen Terz voran, im Mollaccord umgekehrt.

Liegt in dem Accord ein dissonirendes Intervall, wie z. B. bei Hinzufügung der Septime statt der Octave, so kann diese Dissonanz durch einen anderen Accord aufgelöst werden, welcher den consonirenden Ton enthält, oder mit dem dissonirenden consonirt.

Es liegt außer dem Bereich dieses Werkes, die Art und Weise zu verfolgen, in welcher am geeignetsten die ästhetischen Bedürfnisse unseres Gefühles durch die Verknüpfung der Töne befriedigt werden; hier konnten uns nur einige Mittel dazu kurze Zeit beschäftigen.

Prüfen wir schließlich die Möglichkeit einer directen Auffassung der Tonunterschiede, so müssen wir gleich von vorne herein über eine Ansicht den Stab brechen, welche schon J. Müller bekämpft hat, und die darin besteht, daß man die Nervenfasern mit ihrer verschiedenen Länge z. B. auf dem Spiralblatt der Schnecke mit verschieden langen Saiten vergleicht, wobei die Nerven selbst also die musikalischen Instrumente und tonempfindenden Fäden zugleich wären. Diese Annahme geht aus dem Irrthum hervor, als müßte der Ton-Empfindung vermittelnde Vorgang und der eigentlich akustische derselbe

Digitized by Google

sein, was, wie oben auseinander gesetzt wurde, unstatthaft ist. Ist eine besondere, die Auffassung der Tonunterschiede unterstützende Anordnung in dem Gehörorgan überhaupt vorhanden, so kann sie nur außerhalb der Nerven in ihrer nächsten Umgebung zu suchen sein.

Die Grundmembran des häutigen Labyrinthes deutet schon bei dem Fisch durch die Anordnung gewisser Elemente in ihr auf eine Beziehung zu der Nervenausbreitung hin. Diese Grundmembran besteht nämlich aus einer structurlosen Haut, in welcher sich eine außerordentliche Menge feinster, miteinander anastomosirender Fasern vorfinden. Zusatz von Essigsäure läßt sie als Kerngebilde erkennen. Ist die Lagerung dieser Fasern in den Bogengängen eine mehr gleichartige netzförmige, so wird sie in der Gegend der sich ausbreitenden Nervenbündel eine andere, und eben deswegen, weil sie gerade an diesen Stellen anders ist als an den nervenfreien, dürfte sie für die Nervenausbreitung nicht ganz bedeutungslos erscheinen. Entsprechend nämlich den pinselförmigen Ausstrahlungen der Nerven sind auch gerade an diesen Stellen die Fasern der Grundmembran fächerförmig unter den Nerven ausgebreitet, wie man auf Tab. II. Fig. 9 an *d e* sieht. Dieses Stückchen Membran gehört zu einem von *d* aus sich ausbreitenden Bündel, welches hier, um die Anordnung der Membran-Fasern zu zeigen, wegpräparirt ist, während ein anderes Nervenbündel eingezeichnet wurde, um zu versinnlichen, wie leicht man ohne Anwendung von Essigsäure versucht werden könnte, sich die Enden der Nerven in diese feinsten Fasern der Grundmembran fortgesetzt zu denken. Die Formation der Grundmembran kann, wenn wir eine Parallele suchen, mit nichts Anderem, als der gefensterten Haut der Gefäße verglichen werden, in Beziehung auf ihre Bedeutung ist es dagegen vielleicht erlaubt, sie mit den nicht anastomosirenden und nicht verästelten Fasern der membranösen Zone des Spiralblattes in der Schnecke und der über den Knorpelrahmen der Vogel-Flasche gespannten Membran (Fig. 7 auf Tab. II.) zusammenzustellen. Offenbar verleihen die in der Membran vorkommenden solideren Kernfasern diesem ganzen Gewebe einen höheren Grad von Elasticität, übernehmen deßhalb vielleicht leichter die Verdichtungswellen der Perilymphe und bringen sie gerade in derjenigen Richtung verstärkt der Endolymphe zu, in welcher die Nervenfasern in ihren Hauptzügen sich ausbreiten.

Die Elasticität dieser Membranen tritt am deutlichsten an der Flasche des Vogels hervor. Geradlinig, quer über den Knorpelrahmen gespannt und vollkommen parallel zeigen sich die Streifen in dieser Membran, so lange sie sich in ihrer natürlichen Befestigung befindet; losgetrennt von ihr rollt sie sich sofort nicht allein sehr leicht ein, sondern der geradlinige Verlauf der Fasern wird ein geschlängelter (Tab. II. Fig. 7) zum deutlichen Beweis der Spannung, in welchem sie sich vorher befunden hatte, und der Elasticität mit welcher sie ihre Gestalt zu verändern strebt.

Haben wir bei den Fischen und Amphibien in dem Verlauf, der Länge und sonstigen Beschaffenheit der Kernfasern, welche sich in der Grundmembran ihres häutigen Labyrinthes finden, gar keine Anhaltspunkte für eine Theorie, welche die einzelnen Theile desselben als akustische Vorrichtungen zu obgenannten Zweck betrachtete, so hat sie sich bereits [1]) bei der Flasche der Vögel auf die verschieden langen Streifen der Membran (häutigen Zone) berufen, welche wirklich gegen das Ende hin allmälig immer kürzer werden und daselbst an der Membran eine Art fein gezahnten Randes bilden. Von

[1]) Carus, Physiologie III. pag. 273.

Digitized by

einer eigentlichen gezahnten Platte, wie wir sie in der Schnecke der Säuger werden kennen lernen, habe ich bei dem Vogel nichts auffinden können. Vorläufig sind wir, glaube ich, durchaus noch nicht berechtigt, auf diese Verschiedenheiten der Länge der Streifen in dieser Membran irgend eine Vermuthung über ihren Zweck zu begründen.

Der künstliche Bau der Schnecke hat schon zu einer Zeit, in welcher man eigentlich bloß die gröberen Formen dieses Organes gekannt hat, den Gedanken erweckt, als stünde sie in einer nähern Beziehung zur Auffassung musikalischer Tonverhältnisse. Du Verney[1]) war der Schöpfer einer solchen Theorie, welche außer vielen Anderen auch von Le Cat[2]) zu stützen versucht wurde. Den Hauptirrthum in diesen Theorien haben wir bereits hervorgehoben. Scarpa[3]), Joh. Müller[4]) und Esser[5]) konnten mit großer Zuversicht jedwede andere Aufgabe der Schnecke als die läugnen, daß durch ihren Bau dem Nerv eine größere Fläche im kleinsten Raum zu seiner Ausbreitung dargeboten sei, indem ihnen die feinere Organisation des Spiralblattes noch nicht bekannt war, wie sie auch selbst heute noch nicht vollständig aufgedeckt ist, aber so wunderbare Details doch schon hat erkennen lassen, daß man nicht anders glauben kann, als sie sei zu mehr bestimmt als einer bloß indifferenten Unterlage für die Nervenausbreitung. Deßhalb möge es uns vergönnt sein, den ganzen Apparat übersichtlich hier zu betrachten.

Die Gestalt der Schnecke des Menschen, von welcher die sehr vieler Säugethiere bedeutend abweichen kann, wie ein Blick auf Hyrtl's Tafeln überzeugt, dürfen wir als bekannt voraussetzen. Ihr Knochengerüst besteht aus der unregelmäßig konischen hohlen Achse (Modiolus s. Columella), in welcher der Schneckenast des Hörnerv bis zur Kuppel der Schnecke aufsteigt, und der knöchernen Leiste, welche spiralförmig um den Modiolus sich herumwindet, und so einen um ihn herumlaufenden spiralförmigen Canal bildet. In der Kuppel der Schnecke endet er blind, an seinem Anfang liegen zwei Oeffnungen, die eine ovale ist frei und mündet in den Vorhof, die andere runde ist durch die Membrana tympani secundaria geschlossen, würde also sonst in die Trommelhöhle münden.

Dieser spiralförmige durchaus knöcherne Canal wird in zwei parallellaufende Gänge getheilt dadurch, daß ein zweites aber nur an dem dem Modiolus zugekehrten Rand, Fig. 76 *C*, knöchernes Blatt, die Lamina spiralis, *a a*, *b-c*, quer durch den knöchernen Canal gespannt, wie dieser von der Basis zur Kuppel aufsteigt. Ihre knöcherne Zone beginnt schon im Vorhof, tritt zwischen der Trommelhöhl- und Vorhofs-Oeffnung des knöchernen Canals in denselben ein, und bildet so zwei mit verschiedenen Ausgängen versehene, nirgends als in dem Helicotrema mit einander communicirende Gänge oder Treppen, von welchen die obere, der Kuppel nähere Scala vestibuli (Sc. V.) die untere der Basis näher gelegene Scala tympani (Sc. T.) genannt wird. Die durch die Lamina ossea gebildete Scheidewand zwischen beiden ist jedoch keineswegs vollständig, vielmehr kommt hiebei die membranöse Zone zu Hülfe, welche von der Vestibularoberfläche am freien Rand der knöchernen Zone entspringt, und von der ersten Hälfte der ersten Schnecken-

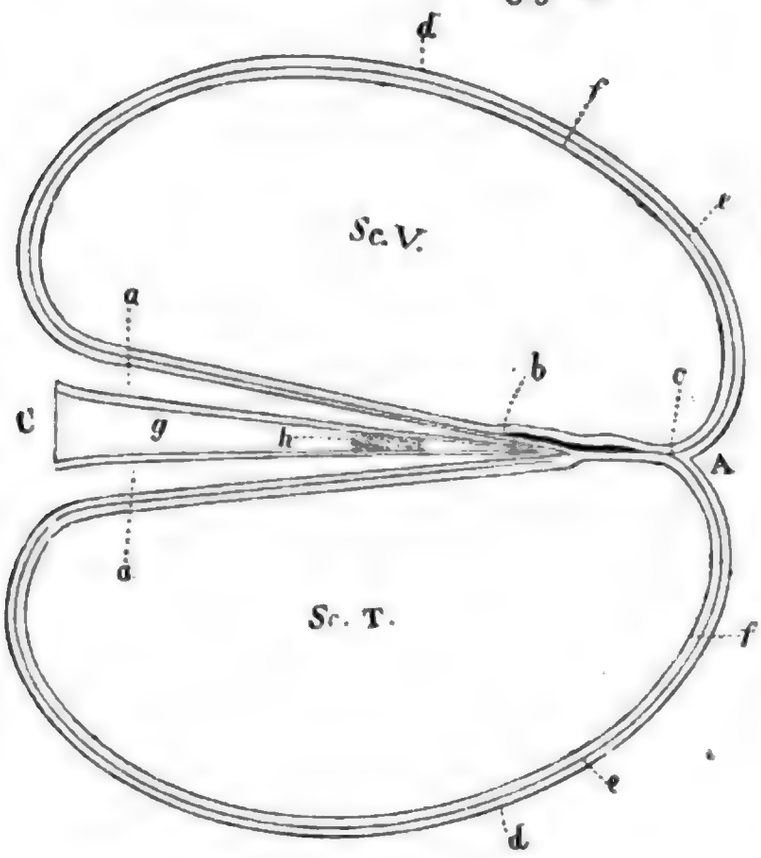
---

[1]) Traité de l'organe de l'ouie Part. II. pag. 96.
[2]) Traité des sens. pag. 60.
[3]) Disqu. anat. de aud. et olfactu. Sect. II. Cap. 4 §. 11.
[4]) Zur vergl Physiol des Gesichtssinnes. pag. 447.
[5]) Kastner's Archiv. Bd. XII. pag. 105.

Digitized by Google

windung an zu einer spiralförmig verlaufenden Knochenleiste der gegenüberstehenden Schneckenwandung hinübergespannt ist. Diese von Huschke La-

Fig. 76.



Durchschnittsfigur des Anfangs der ersten Schnekkenwindung (nach Corti).
d innere Oberfläche der knöchernen Schneckenwandung,
e das Periost, die Höhle beider Treppen auskleidend,
f Epitheliallage auf dem Periost,
g Nervenkanal der lamina sp. ossea
h habenula ganglionaris laminae spiral. cochleae.

mina spiralis accessoria (*A*) genannte Knochenleiste verschwindet gegen den Gipfel der Schnecke hin ganz.

Auf dieser Scheidewand ist ein höchst complicirter Apparat gelagert, welcher uns für unsere gegenwärtige Frage zunächst interessirt und welcher bis in die jüngste Zeit herein so gut wie gar nicht bekannt war. Meine Bemühungen, hierüber Licht zu verbreiten, führten mich zu der Untersuchung einer großen Menge von Schnecken der verschiedensten Säugethiere, wobei ich in den wichtigsten Punkten zu den gleichen Resultaten geführt wurde wie Corti [1]), dessen umfassende Studien über diesen Gegenstand mittlerweile veröffentlicht wurden. Ich schließe mich deshalb seinen Bezeichnungen der Objecte an, welche von mir ebenfalls und ganz unabhängig von ihm beobachtet wurden.

Hier kommt es nun weniger auf einen vollständigen Ueberblick aller mikroskopischen Verhältnisse an, als vielmehr auf eine Kenntniß bloß derjenigen Theile, welche physikalische Zwecke bei ihrer Anlage deutlich erkennen lassen.

Abstrahiren wir vorläufig von dem Bau der knöchernen Zone des Spiralblattes, und betrachten den übrigen Theil desselben, die Lamina spiralis membranacea, so ist sie nach ihrem äußeren Ansehen und den darin enthaltenen mikroskopischen Objecten in zwei Gürtel zu trennen, von denen der innere als Zona denticulata (Fig. 77, s. folg. S., Schematische Figur des verticalen Durchschnittes *a b*) selbst wieder in zwei Unterabtheilungen zerfällt

[1]) Corti in Kölliker und Siebold's Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. III. pag. 109 ff.

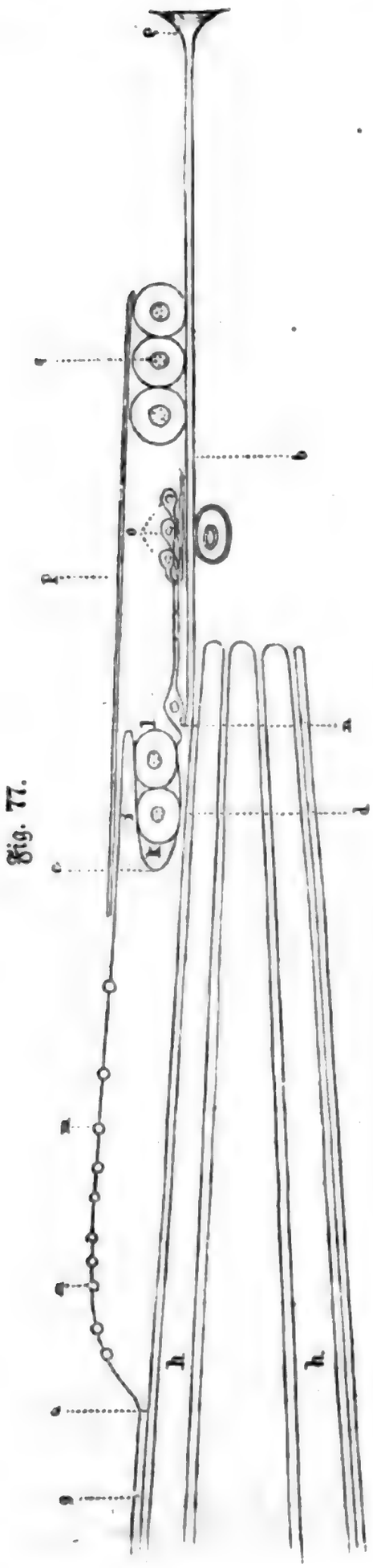


Fig. 77.

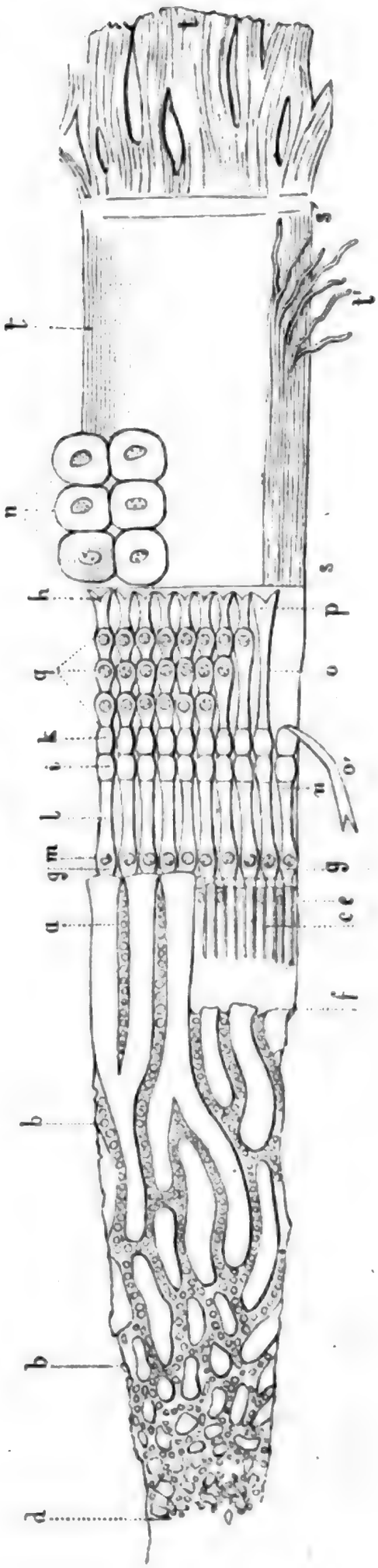


Fig. 78.

Digitized by Google

eine Habenula interna s. sulcata, *a — c*, und eine Habenula externa s. denticulata, *d — b*, den äußeren mit der Schneckenwandung unmittelbar, d. h. mit deren Periost *e* zusammenhängenden bildet die Zona pectinata, *b — f*. Ebenso ist der innere Rand der Zona denticulata in innigster Vereinigung mit dem Periost *g* der knöchernen Zone *h h*, als dessen plötzliche Verdickung sie an diesem ihrem Anfang erscheint; doch darf man sich nicht vorstellen, als sei dieses so zwischen dem Periost der knöchernen Zone einerseits und der Schneckenwandung andererseits ausgespannte Spiralblatt von derselben Structur wie jenes, vielmehr glaube ich, alle seine wesentlichen Theile in die Kategorie der Glashäute bringen zu müssen. Ganz gewiß gehört wenigstens keiner von ihnen zu dem Knorpelgewebe, für welches man eine Zone der Lamina spiralis eben unter dem Namen Zona cartilaginea ausgegeben hat. Ich überzeugte mich, daß die innere sowohl als die äußere Zone sich auf Zusatz von gallensaurem Natron und Schwefelsäure in ihrer ganzen Masse so schön violett färbte, wie z. B. die Cornea ꝛc., wie dies niemals bei einem leimgebenden Gewebe bei Anwendung jener Reagentien geschieht.

Zwei Dritttheile der ganzen Lamina spiralis membranacea, Fig. 78, (Ansicht eines Stückes der Lamina membranacea von oben, Vestibularoberfläche, nach Corti) nimmt die Zona denticulata, ein Dritttheil die Zona pectinata ein. Die innere Partie der ersteren, die Habenula sulcata, *d — f*, zeigt eine große Menge von Erhabenheiten und Vertiefungen, welche letztere in Form von Furchen gegen den äußeren oder convexen Rand der Habenula hin regelmäßiger in der Richtung der Breitendurchmesser des letzteren verlaufen, als in der Nähe des inneren oder concaven Randes *d*. Hier sind sie viel unregelmäßiger geordnet und bilden ein je näher diesem inneren Rand um so engeres Maschennetz, dem entsprechend hier auch die Erhabenheiten oder Verdickungen der Zone viel unregelmäßiger und kleiner sind, als gegen den äußeren Rand hin, wo sie zuletzt zu äußerst zierlichen und regelmäßigen Gebilden, den Zähnen der ersten Reihe, werden, *a*. Diese Zähne stellen eine Reihe von Keilen dar, deren schiefe Fläche nach unten gekehrt ist, cf. Fig. 77 *i*, und durch deren Bildung sie sich der tieferen Ebene, in welcher der Rest der Zone gelegen ist, nähern und in sie übergehen. Demnach stellen sie den freien vorspringenden Rand der Habenula sulcata an deren Vestibularoberfläche dar, und bilden mit dem Rest der Zona denticulata unmittelbar unter sich eine Rinne (Fig. 77, *k l*), welche spiralförmig der Schnecke entlang verläuft.

Die Furchen der Habenula sulcata sind erfüllt mit einfachen Reihen dicht gedrängt stehender, das Licht sehr stark brechender Körnchen (oder Kernen) Fig. 78, *b b* und Fig. 77 *m*, welche sich auch in den Zwischenräumen zwischen je zwei Zähnen der ersten Reihe finden bis dahin, wo diese an ihrem äußersten Ende einander unmittelbar berühren.

Die Habenula sulcata bildet ein Continuum mit der Habenula denticulata, so zwar, daß die Zähne der ersten Reihe gleichsam als obere Lippe dem Anfangstheil der Habenula denticulata als unterer Lippe der oben bezeichneten Spiralfurche gegenüber liegen. Die untere Fläche dieser liegt am Anfangstheile der Spiralplatte theilweise, die Unterfläche der Habenula sulcata in ihrer ganzen Ausdehnung dem knöchernen Theil der Spiralplatte auf, und vertritt hier die Stelle des Periost. Je weiter nach oben gegen den Gipfel der Schnecke hin um so weniger ist dies der Fall, so daß an dem letzteren Punkt weder die Habenula sulcata noch die Habenula denticulata in Berührung mit der Lamina ossea stehen, somit also der Anfangstheil der er-

steren gerade vor dem freien Rand der knöchernen Spiralplatte liegt, und diese hier ganz von dem Periost überkleidet ist (cf. hier schon Fig. 79).

Die Habenula denticulata zeigt einen verwickelteren Bau. Im Ganzen wird sie um so breiter, je näher dem Gipfel der Schnecke, und zwar genau entsprechend der allmäligen Verschmälerung der Habenula sulcata, so daß also die Summe ihre Breitendurchmesser an allen Stellen in der Schnecke gleich bleibt.

Gleich bei ihrem Ursprung aus der Habenula sulcata, deren unmittelbare Fortsetzung nach außen sie bildet, zeigt die Habenula denticulata eine Reihe von breiten Leisten: die durchsichtigen Zähne (Fig. 78 *c*), deren Dicke sehr allmälig nach außen zunimmt, um allmälig, jedoch rascher wieder abzunehmen. Ihre Länge und Breite bleibt sich ziemlich gleich bis gegen den Gipfel der Schnecke. Hier liegen sie dicht an einander, weiter nach abwärts nicht unbeträchtlich weit auseinander; so lange sie noch den Rand der knöchernen Spiralplatte unter sich haben, findet man nahe ihrem äußeren Ende je in einem Zwischenraume zwischen ihnen ein Loch *e*. Von diesen durchsichtigen Zähnen treffen je zwei im Durchschnitt auf einen Zahn der ersten Reihe. Unmittelbar nach dem Ende jedes durchsichtigen Zahnes bildet die Habenula einen Vorsprung um die Zähne der zweiten Reihe *g h* zu bilden. Diese sind nur an ihrem inneren Ende in unmittelbarem Zusammenhang mit der Habenula, an ihrer Unterfläche vollkommen frei auf der Vestibularoberfläche der Zone aufliegend, wobei ihre Beweglichkeit noch durch eine Art Artikulation unterstützt scheint. Durch zwei artikulirende keilförmige Körper, *i k*, wird nämlich die hintere Abtheilung der Zähne zweiter Reihe von der vorderen geschieden, was uns zwingt, jede der beiden Abtheilungen für sich zu betrachten. Die Verhältnisse der hinteren Abtheilungen wurden mir bei meinen Untersuchungen noch vollkommen klar, weniger kann ich dies von der vorderen sagen, glaube aber nach einigen Beobachtungen, welche ich nur nicht deuten konnte, die mir aber jetzt durch Corti's Untersuchungen klarer geworden, seiner Darstellungsweise in diesen Punkten folgen zu dürfen, ohne sie bis jetzt noch selbst direct bestätigen zu können.

In Beziehung auf die hintere (oder innere) Abtheilung (*l*) der Zähne zweiter Reihe stimmen unsere Untersuchungen bis auf einige Punkte sehr genau überein.

Das hintere Ende jedes Zahnes der zweiten Reihe hängt durch einen kurzen sich aufwärts krümmenden fadenartigen Fortsatz mit der Grundmembran der Habenula denticulata zusammen (Fig. 77, *n*). Es ist dieses hintere Ende abgerundet birnförmig und trägt einen das Licht sehr stark brechenden Kern (Fig. 78, *m*). Diese birnförmige Anschwellung verjüngt sich nach außen zu einem längeren Stiel, welcher am Ende der ersten Abtheilung in eine neue cubische Anschwellung (*n*) übergeht, deren Breite geringer als die der birnförmigen an der entgegengesetzten Seite ist. Jene cubische Anschwellung steht in sehr innigem Zusammenhang mit dem ersten (inneren) artikulirenden Keil, welchen ich nicht für beweglich, sondern für unbeweglich angelöthet an das vordere Ende der hinteren Abtheilung eines solchen Zahnes der ersten Reihe halten möchte, ebenso wie ich der vorderen Fläche dieses ersten artikulirenden Keiles nach zu schließen, auch die Beweglichkeit zwischen diesem und dem zweiten kaum sehr hoch anschlagen kann. Erstens nämlich geschieht es beim Versuch, die hier in Frage stehenden Theile der Zähne zweiter Reihe von einander zu trennen, daß der innere keilförmige Körper dem vorderen Ende der inneren Partie eines Zahnes zweiter Reihe ad-

Digitized by Google

härirt, zweitens scheint die Form der artikulirenden Fläche zwischen beiden keilförmigen Körpern von der Art zu sein, daß sie einer wahren Gelenkbewegung sehr ungünstig ist. Beide Körper stellen zwei länglich viereckige Stücke dar, welche sich mit zwei schiefen Ebenen berühren, indem sie an dieser ihrer Berührungsstelle keilförmig zugeschärft sind, so daß ich mir vorstellen muß, es hat eine gewaltsame Trennung bereits schon bei der Isolirung bis zu einem gewissen Grade stattgefunden, wenn man, wie Corti, an dieser Stelle eine Knickung nach oben oder unten wahrnehmen kann. Ueberhaupt scheint mir die Beweglichkeit der einzelnen Zähne in ihrer hinteren Abtheilung auch nicht so groß, daß jeder für sich etwa schwingen könnte: denn bei der Präparation trifft es sich meist, daß man sie reihenweise losreißt und zu isoliren einige Mühe hat. in jenem Fall findet man sie dann meist gerade gestreckt, während einer isolirt sofort sich oft schlangenförmig krümmt, woran er nur durch den Zusammenhalt mit seinen Nachbarn vorher konnte verhindert sein; ja ich möchte fast glauben, ohne dies jedoch vorläufig noch direct behaupten zu können, daß der erste keilförmige Körper und somit die hintere Abtheilung des Zahnes der ersten Reihe fast dem darunter befindlichen Theile der Habenula anliege, und so eine gewisse Spannung in sämmtlichen Zähnen der zweiten Reihe, wenigstens in deren hinteren Abtheilung bedingt sei.

Die äußere oder vordere Abtheilung (Fig. 78, *o*) der Zähne zweiter Reihe, deren Verhältnisse mir unklar geblieben waren, bietet nach Corti folgende Eigenthümlichkeiten dar: Ihr der Schneckenwandung zugekehrtes Ende ist frei und flottirt ungehindert auf der Grundlage der Habenula; dasselbe zeigt eine gabelförmige Theilung (*p*) und ist ausnehmend zart: auch ist es im Ganzen etwas breiter als die Mitte des Zahnes in dieser seiner vorderen Abtheilung, und an einigen Stellen breiter selbst als das entgegengesetzte Ende, welches dem vorderen Ende des äußeren artikulirenden Keiles aufsitzt. Die vordere Abtheilung jedes Zahnes kann sich mit Leichtigkeit gegen die Keile oder die hintere Abtheilung zurückbiegen (*o'*) und muß als äußerst beweglich gedacht werden.

An der Insertionsstelle der vorderen Abtheilung jedes Zahnes und zwar an den hinteren keilförmigen Körper finden sich noch drei eigenthümliche Körperchen (Fig. 78, *q*, Fig. 77, *o*) befestigt, welche Corti geradezu Cylinder-Epithelialzellen nennt, mit denen sie aber, scheint mir, mehr verglichen als identificirt werden dürfen. Der Entscheid dieser Frage hat jedoch für uns zunächst kein weiteres Interesse. Es sind diese Kern und meist auch Kernkörperchen enthaltenden Zellen mit Stielen versehen, von denen immer einer länger als der andere ist, so daß die Zellen, von oben gesehen, in gleicher Ebene befindlich, eine vor der anderen liegt, während ihre Stiele übereinander gelagert sind. Es hat also die vorderste (äußerste) den längsten, die hinterste (innerste) den kürzesten Stiel. Die äußerste Zelle hat von der Mitte der Schnecke an die gleiche Länge mit der vorderen Abtheilung des Zahnes selbst, auf welcher sie liegt: weiter gegen den Anfang der Schneckenwindung hin haben diese Gebilde eine geringere Länge als diese.

Bemerkenswerth ist endlich noch ein durch eine äußerst zarte Membran gebildetes Dach (Fig. 77, *p*) über den Zähnen der ersten und zweiten Reihe, welche die Gränzen der Habenula denticulata an ihren beiden Enden etwas überragt. Dieses Dach bietet besonders den Zähnen der zweiten Reihe einen gewissen Spielraum für eine Bewegung nach oben, indem es jenseits der Gränzen der Habenula denticulata von Epithelialzellen (Fig. 77, *q*) getragen wird, die auf der Zona pectinata sich befinden (Fig. 78, *n*). Das ent-

Digitized by Google

gegengesetzte Ende dieses Daches ruht auf der Vestibularoberfläche der Zähne der ersten Reihe: die Breite des Daches nimmt entsprechend der Breitenzunahme der Habenula denticulata gegen den Gipfel der Schnecke hin ebenfalls zu.

Die Zona pectinata (Fig. 77, *b—f*, Fig. 78, *s—s'*) bildet die unmittelbare Fortsetzung der eben beschriebenen Habenula nach außen von den Zähnen der zweiten Reihe, und tritt in directe Verbindung mit dem Periost der Schneckenwandung (Fig. 78, *l*). Es zeigt diese Zone eine große Menge [1]) dicht nebeneinander liegende Streifen, welche unmittelbar nach außen von den freien flottirenden Enden der Zähne zweiter Reihe ihren Anfang nehmen, gegen die Mitte des Bandes hin am tiefsten schattirt erscheinen, und kurz vor dem Uebergang der Zone in das Periost ihr Ende erreichen.

Ich kann Corti nicht beistimmen, wenn er diese Streifung von cylindrischen parallel verlaufenden Anschwellungen der Zone mit dazwischen verlaufenden seichteren und tieferen Furchen ableitet, indem es mir mehrmal gelang, Fasern als solche von der structurlosen Grundmembran der Zone abzuheben, so daß jene gekräuselt wie Bindegewebfasern über dem unversehrt gebliebenen Stück der structurlosen Membran flottirten (*l'*). Die Breite der Zona pectinata bleibt in der ganzen Schnecke sich überall gleich.

Um sich ein deutlicheres Bild von den Verhältnissen der einzelnen Abtheilungen dieses so complicirten Organes in den verschiedenen Abschnitten seiner ganzen Ausdehnung machen zu können, ist nach den vorliegenden Zahlendaten das Schema, Fig. 79, entworfen, woraus man ersieht, daß genau in dem Maaße, als die Habenula sulcata gegen den Gipfel hin an Breite abnimmt, die Habenula denticulata an Breite zunimmt. Bemerkenswerth ist hiebei also, daß nicht alle Theile des ganzen Apparates um so kürzer werden, je mehr man sich dem Gipfel der Schnecke nähert, daß vielmehr die Zähne der zweiten Reihe an Länge bis dorthin zunehmen, daß ferner andere Theile, wie die Zona pectinata, ihre Breite von der Basis bis zum Gipfel behaupten, die freie nicht auf der Zona ossea aufliegende Partie der Habenula sulcata gegen den Gipfel der Schnecke hin an Breite etwas zunimmt. Die gleiche Breite behaupten die artikulirten Keile, und ebenso die Lamina spiralis membranacea im Ganzen.

Interessant ist endlich zu sehen, wie die Nervenausbreitung nicht allein immer weiter über den freien Rand der Zona ossea hinausgerückt, sondern gegen den Gipfel hin bis zur Mitte der ganzen Spiralplatte vorgeschoben wird, während sie am Anfang der ersten Schneckenwindung nur die Gränze des ersten Drittels der Breitenausdehnung dieser Platte erreicht. Trotz dem gelangt sie jedoch an keiner Stelle über den Anfang der Zähne der zweiten Reihe hinaus.

So wenig man bis jetzt noch den Zweck dieses Apparates in seinem ganzen Detail übersehen kann, so wenig kann man sich jetzt mehr der Ansicht entschlagen, daß hier eine akustische Vorrichtung gegeben ist, welche eine weitere Aufgabe als die der Multiplication der Oberfläche für den akustischen Nerv zu erfüllen hat.

Nur Weniges läßt sich über die Schwingungen muthmaßen, welche in

---

[1]) Nach Corti: 6900 bei Maus und Maulwurf,
16000 bei der Katze,
20600 bei Schwein und Schaf,
30000 beim Menschen.

Digitized by Google

Fig. 79.

den einzelnen Abtheilungen stattfinden können oder sollen. Die Möglichkeit von Beugungsschwingungen kann bei den Zähnen der ersten Reihe nicht geläugnet werden; größer ist sie hier übrigens im letzten als in den beiden ersten Dritttheilen der ganzen Längenausdehnung der Spiralplatte, denn dort setzen keine in der Spiralfurche gelegene Epithelialzellen der Bewegung der Zähne nach abwärts so leicht eine Gränze als hier. Größer ist aber im Allgemeinen die Wahrscheinlichkeit von Verdichtungswellen in dieser ersten Zahn-Reihe.

Anders dagegen verhält es sich bei den Zähnen der zweiten Reihe. Nicht bloß ihre große Beweglichkeit, welche sie isolirt zeigen, läßt schließen, daß sie in der Schnecke selbst durch Erschütterungen in Bewegung versetzt werden, sondern noch mehr spricht hiefür der Umstand, daß offenbar eine bestimmte Vorkehrung getroffen ist, diese Bewegung und Beweglichkeit zu sichern. Es sind diese Zähne nämlich in einen Raum gelagert, welcher gleichsam eine Lücke von beiläufig 0,0048‴ Höhe (Corti) in den Geweben läßt, indem die Epithelialzellen vor und hinter den Zähnen aufhören und in einiger Entfernung über den Zähnen eine schützende Bedachung liegt, während zugleich ihre untere Fläche der Grundmembran der Habenula denticulata nicht unmittelbar aufliegt, sondern gleichsam über dieser schwebt. Ist so eine Beweglichkeit dieser Theile gestattet, so kann die Bewegung durch nichts Anderes als durch Anstöße hervorgerufen werden, welche zunächst die Schneckenwandung oder Achse getroffen haben; denn an den gegliederten Zähnen der zweiten Reihe findet sich nirgends ein contractiles Gewebe oder Muskelfasern, deren Zusammenziehung Lageveränderungen an diesen Theilen hervorzurufen im Stande wäre, mit anderen Worten, die überhaupt möglichen Bewegungen an ihnen müßten als Transversalschwingungen angesehen werden, welche mit der Fortpflanzung des Schalles bis zur Schnecke in einer gewissen

Beziehung ständen. Die Absicht, Beugungswellen hier auftreten zu lassen, wäre an sich etwas unklar, weil nämlich in jedem Falle die Schallwelle in der Schnecke zuletzt doch immer in Form von Verdichtungswellen dem Nerv zugebracht wird, wozu es nicht der Erzeugung von Beugungswellen durch diese Theile erst bedarf; weiter würde zur Reproduction von Schwingungsperioden, welche denen der ursprünglichen Töne relativ conform sein sollten, die zweite Reihe der Zähne nur sehr wenig ausreichen, indem die Länge der ersten zu der der letzten sich nicht einmal wie 1 zu 2, sondern wie 1 : 1,2 verhält.

Wollen wir überhaupt jetzt schon an einen Versuch denken, diesen Theilen eine Deutung zu geben, so dürfte die noch am nächsten liegen, daß sie als Dämpfer wirken, indem sie nämlich jede Beugeschwingung der membranösen Zone in ihrem Entstehen sofort aufheben, wobei zugleich durch den abgeschlossenen Raum, in welchem sich die Zähne der zweiten Reihe befinden, dafür gesorgt ist, daß ihre eigenen Erzitterungen keine Beugungswellen in der Endolymphe erregen [1]). Ist diese Hypothese richtig, so wird man auch von den Zähnen der ersten Reihe (deren extreme Längen sich circa wie 1 : 1,3 verhalten) nicht erwarten, daß sie für Beugungsschwingungen eingerichtet sind, oder daß hier vielleicht das allenthalben freie nicht mit den Schneckenwandungen zusammenhängende Dach der Zähne der zweiten Reihe, welches auch noch auf den Zähnen der ersten Reihe aufliegt, in ähnlicher Weise dämpfend wirke.

Die Art der Nervenausbreitung auf der unteren tympanischen Oberfläche der Lamina spiralis giebt uns ebenfalls keine Stützpunkte für eine annehmbare Hypothese über den Zweck der Organisation dieses Apparates. Man sieht nur im Allgemeinen, daß je näher dem Gipfel der Schnecke, die einzelnen Nervenfasern in um so längeren Strecken und mehr vereinzelt den Schwingungen des Schneckenwassers ausgesetzt sind, während ihnen z. B. am Anfang der ersten Windung der Schnecke nur die der festen Theile zugeführt werden.

So viel kann gewiß behauptet werden, daß nicht bloß Multiplication der Oberfläche für die Nervenausbreitung Zweck dieses so complicirten Apparates sein kann, wenn wir auch gleich über die Bedeutung seiner einzelnen Theile uns bis jetzt noch keine genügende Rechenschaft zu geben im Stande sind.

III. Zweck des Hörens für die Bildung des Geistes.

In diesem Abschnitt hätten wir die wichtigste Aufgabe des Gehörorganes unter jenem angedeuteten Gesichtspunkt zu berücksichtigen, unter welchem

---

[1]) Dem entgegengesetzt vergleicht Corti die Zähne der zweiten Reihe mit Trommelklöpfeln, welche bei ihren durch die Schallwellen erregten Schwingungen je nach ihrer Länge und Elasticität mit verschieden großer Leichtigkeit auf die Membran der Habenula denticulata schlagen, und die mit Saiten verglichenen Fasern der Zona pectinata ebenfalls in Schwingungen versetzen. Ich kann hier unmöglich weiter auf eine Bekämpfung der Hypothese von Corti eingehen, da ich keine plausiblere an ihre Stelle zu setzen weiß, nur das scheint mir an jener verfehlt, daß dabei auf Beugungswellen der Endolymphe gerechnet ist, welche nie bei der Schallfortpflanzung wesentlich sind, daß überhaupt die ganze Hypothese gerade die wichtigsten, nämlich die Wellen des fortschreitenden Stoßes (die Verdichtungswellen) ganz außer Acht läßt.

Digitized by Google

die Höhe oder Tiefe der Töne gleichgültig ist im Vergleich zu dem geistigen Inhalt, welcher der Bildung der Schallschwingungen, die wir wahrnehmen, zu Grunde liegt. Die individuelle Bildung des Geistes und die geistige Entwickelung des Menschengeschlechtes ist wesentlich hieran geknüpft. Da die Sprache hiebei den Angelpunkt bildet, so brechen wir hier diesen schon zu umfangreich gewordenen Artikel ab, und versparen uns einige hieher gehörige Bemerkungen auf jenen, welcher von »der Stimme« handeln soll.

E. Harleß.

Erklärung der Kupfertafel II.

Fig. 1. Fasern des Acusticus in der Nähe ihrer Endausbreitung im Gehörorgan des Frosches.

B a erstes, *b* zweites Bündelchen; *c* Anastomose beider durch eine bei *c* sich zum erstenmale, bei *e* zum zweitenmale theilende Primitivfaser hergestellt.

Fig. 2. Arrangement der Nervenausbreitung im Vorhof des Hechtes bei auffallendem Licht und 40maliger Vergrößerung gezeichnet.

a Pigmentlage an der Eintrittsstelle der Aestchen in das Organ, *b* Matte, von den verflochtenen Fasern gebildet; *c* die Zersplitterung der Bündel in auseinanderfahrende Reiser.

Fig. 3. Skizze einer Faseranordnung im Vorhof des Hechtes.

g und *h* zwei in ihrer Endausbreitung begriffene Faserbündel; *l i k f* verschiedene Punkte der äußersten Peripherie; *c* eine dem Bündel *g* entstammende, im Bogen scheinbar zurücklaufende, bei *d* sich aber theilende Primitivfaser; *a* Fasern, welche im Bogen zur Matte *n* ziehen, hier aber mit neuem Bogen gegen das Bündel *g* hin umkehren, dieses durchsetzen, um in *l* ihr Ende zu finden; *i* eine im Bogen verlaufende, bei *b* sich theilende Primitivfaser; *m* eine dem Bündel *h* angehörende, über das Bündel *g* wegziehende, nach *l* zielende Faser; *e* eine in eine Faser eingebettete amphipolare Nervenzelle.

Fig. 4. *a* dicke Fasern des Stammes des Acusticus vom Hecht; *d d* krümlig ausgetretener Nerveninhalt; *b c* Nervenbündelchen 3—4 mal feinerer Fasern, gegen die dicken hinziehend und unter der krümligen Masse verschwindend; *i i* eine Schlinge (Endschlinge?); *e* eine einem anderen Bündel entstammende, bei *f* sich theilende Faser deren einer Schenkel sich in das Bündel *b*, deren anderer sich in das Bündel *c* begiebt; *g* eine weiter herkommende, bei *h* sich theilende Faser, deren Schenkel gegen *c* hin zu laufen scheint.

Fig. 5. Eine Primitivfaser des Acusticus vom Hecht vor Beginn der Endausbreitung; *a* das grumöse Mark mit ziemlich scharfer Gränze einer feinen Streifung der Faser Platz machend.

Fig. 6. Arrangement der Faserausbreitung in der Lagena der Taube; *a* Zellenlage, *b* fein auslaufende, *c* Schlingen bildende Primitivfasern.

Fig. 7. Die bei ihrer Lostrennung vom Knorpelrahmen sich runzelnde Membran der Vogelflasche.

Fig. 8. *a* Zellenlage in der Vogelflasche, *b* eine mit einem Fortsatz versehene pigmentirte Zelle ebendaher.

Fig. 9. Arrangement der Nervenausbreitung in der Ampulle des Hechtes.

a Pigmentanhäufung beim Eintritt des Bündels *b* in die Ampulle, dessen Fasern bei *c* ganz fein auslaufend sich im Grundgewebe der Ampulle verlieren; *d* die Eintrittsstelle eines zweiten Nervenbündels; *e* die anastomosirenden Netze bildenden Kernfasern des Grundgewebes der Ampulle.

Fig. 10. Lamina denticulata vom Schaf. Unten läßt der Rand der Zona

Digitized by Google

ossea eine zweite Zahnreihe vor. Oben die feinen Stäbchen mit den das Licht stark brechenden Körnchen und den Fasern der Zona membranacea des Spiralblattes.

Fig. 11. Arrangement der Nervenausbreitung auf dem Spiralblatt des Menschen.

Fig. 12. Eine 0,115‴ große bipolare Ganglienkugel unter den Nervenfasern in der Lamina spiralis der Säugethiere vorgefunden. Nach Corti.

Fig. 13. *A* eine mit dem dünnen Fortsatz *a* und ramificirten Fortsatz *b* versehene Nervenzelle aus der Vogelflasche. *B* ein in einer grumösen Masse gelegenes Häufchen Kerne, von feinsten Nervenfasern *a b c* umstrickt (ob Nervenzelle mit mehrfachen Kern (?).

Fig. 14. Nervenzellen auf dem Spiralblatt von Säugethieren.

Digitized by Google

Mathematische Discussion des Ganges der Lichtstrahlen im Auge.

Trotz der vielen Erörterungen, welche die Dioptrik des menschlichen Auges in der neueren Zeit von Physikern und Physiologen erfahren hat, ist die Frage über den Gang der Lichtstrahlen in ihrer einfachsten Form zur Zeit noch nicht mit derjenigen Klarheit beantwortet und erledigt worden, welche unerläßlich ist, bevor man mit Aussicht auf Erfolg an die Untersuchung solcher Fragen denken kann, die im Vergleich zu der eben gedachten nur als accessorisch erscheinen und in der Lösung der Hauptfrage ihre Ausgangspunkte finden. Diese Hauptfrage der physiologischen Optik bezieht sich unstreitig auf die exacte Nachweisung des Weges der Lichtstrahlen im Auge unter Voraussetzung weniger homogener Medien, welche unter sich und gegen den äußeren Raum durch sphärische Flächen, deren geometrische Mittelpunkte auf Einer geraden Linie, der Augenachse, liegen, abgegränzt sind, — ohne Berücksichtigung der sphärischen und der chromatischen Abweichung. So elementar nun auch unter Zugrundlegung der erwähnten Voraussetzungen diese dioptrische Aufgabe an sich sein mag, so wenig dürfte doch deren Behandlung in Gestalt specieller Anwendung auf das Auge, unerachtet der häufigen, im Resultat freilich unter einander sehr abweichenden Ausführungen in physiologischen Schriften, als überflüssig erscheinen. Denn wenn Moser in dem im 5. Bande von Dove's Repertorium der Physik enthaltenen Abschnitt »über das Auge« bei einer detaillirteren Bestimmung der Lage der Vereinigungspunkte der Lichtstrahlen im Auge auf dem Wege der Rechnung wiederum zu dem seit lange bemerkten Widerspruch mit den Thatsachen des Sehens gelangt, daß nämlich selbst im günstigsten Falle, d. h. bei parallelem einfallenden Lichte, das Bild eines äußeren Objectpunktes nicht auf die Retina trifft, sondern »sich erst später bildet« und mehr als 1 par. Linie hinter die Retina fällt, und wenn Volkmann in dem Artikel »Sehen« dieses Wörterbuches (Bd. III. Abth. 1. S. 289) auf den von Senff richtig erkannten Grund [1]) dieses Widerspruchs hinweisend, bedauert, daß die Senff'schen Untersuchungen zur Zeit noch nicht bekannt gemacht sind, so hat offenbar diese Grundfrage der physiologischen Optik noch keineswegs diejenige Erledigung gefunden, welche gewünscht werden muß, wenn man Accommodation oder Aplana-

[1]) Es ist genau derselbe Umstand, auf welchen ich bereits vor dem Erscheinen des erwähnten Artikels in meiner Schrift »Beitrag zur physiologischen Optik«, Göttingen 1845. S. 20 aufmerksam gemacht habe. Vgl. auch: Donders »Beitrag zur Lehre von den Bewegungen des menschlichen Auges«, in den Holländischen Beiträgen zu den anat. und physiol. Wissenschaften, herausg. von van Deen, Donders und Moleschott. Bd. 1. S. 109.

Digitized by Google

tismus und ähnliche feinere Eigenschaften des Auges einer präcisen Betrachtung unterziehen will [1]).

Der Zweck der gegenwärtigen Discussion besteht in der Lösung der gedachten Aufgabe in der Weise, daß dadurch nicht, wie es bisher meistens geschehen, die Brechungen an den einzelnen Flächen successiv berechnet werden, um unter Voraussetzung bestimmter Constanten den Ort der Vereinigung der im Glaskörper verlaufenden Strahlen zu finden, sondern daß der Zusammenhang der Wege der einfallenden und der nach sämmtlichen Brechungen den Glaskörper durchlaufenden Strahlen in diejenige Klarheit tritt, welche für die Kenntniß der optischen Cardinalpunkte des Sehapparats erforderlich ist, nämlich der beiden Hauptpunkte, der beiden Brennpunkte und der beiden Knotenpunkte, wie ich sie ihrer Bedeutung und gegenseitigen Lage nach bereits in dem »Beitrag zur physiologischen Optik« im Allgemeinen charakterisirt habe. Ich werde zu diesem Behuf ein sogenanntes schematisches Auge wählen, in welchem die Voraussetzungen und die Constanten in möglichster Vereinfachung erscheinen, um dadurch vorerst mehr ein paradigmatisches Schema der hier erforderlichen Berechnung als eine auf größtmögliche Approximation Anspruch machende Bestimmung zu erlangen. Es darf indeß hierbei bemerkt werden, daß die bisher gewonnenen Messungen am Auge sowohl der Dimensionen und Krümmungen als der Brechungsverhältnisse so große individuelle Verschiedenheiten zeigen, daß die Abweichungen des hier gewählten schematischen Auges von einem sogenannten mittleren Auge (in einem bestimmten Zustande seiner Adaption) jedenfalls als unerheblich betrachtet werden können. Nicht bloß die aus Treviranus' und Krause's Meßbestimmungen abgeleiteten Mittelzahlen, sondern auch die von Chossat und Brewster erhaltenen Brechungsverhältnisse der durchsichtigen Medien weichen unter einander um Größen ab, welche die Beobachtungsfehler entschieden übersteigen. Ebenso groß ist der Unterschied zwischen den von Krause an todten und den von Senff an lebenden Augen gefundenen Krümmungen der Hornhaut. Diese Umstände machen die Feststellung eines mittleren Auges fast illusorisch, und rechtfertigen die schon mehrfach gemachte Bemerkung, daß man eigentlich jedes Auge für sich betrachten müsse. Man wird künftig, wenn erst die Elemente der Adaptionsveränderungen genau bekannt sein werden, allenfalls mittlere Typen für das normale, das kurzsichtige und das weitsichtige Auge aufstellen können.

Insofern die gegenwärtige Untersuchung, von mathematischer Seite betrachtet, nur eine specielle Anwendung des allgemeinen dioptrischen Problems eines beliebig vielfachen Systems von Linsen ist, scheint es nicht unangemessen, die wichtigsten Bearbeitungen dieses Problems hier namhaft zu machen.

Cotes in: Smith a complete system of optics. Cambridge 1738. vol. 2. remarks pag. 76.

Euler: Règles générales pour la construction des télescopes et microscopes de quelque nombre de verres qu'ils soient composés. Histoire de l'acad. roy. de Berlin pour l'an 1757. Berlin 1759. pag. 283. Règles générales pour la construction des télescopes et microscopes ibid. pour

---

[1]) Der Valentin'sche Versuch (Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Braunschweig, 1844. Bd. 2. S. 378 u. ff.), die Rechnung zu berichtigen, der (glimpflich gesagt) ein ganz mißglückter ist, verdient hier um so weniger Beachtung, als ihn der Verfasser in der zweiten Auflage seines Lehrbuches selbst unterdrückt hat.

Digitized by Google

l'an 1761. Berlin 1768. pag. 201. (1768) Précis d'une théorie générale de la dioptrique, Hist. de l'acad. roy. des sc. de Paris. 1765. pag. 555.

Lagrange: Sur la théorie des lunettes, Nouv. Mém. de l'acad. roy. de Berlin pour l'année 1778. Berlin 1780. pag. 162. — Sur une loi générale d'optique, ib. pour l'année 1803. Berlin 1805, classe mathématique pag. 1.

Piola: Sulla teorica de' cannocchiali in den Effemerdi astron. di Milano per l'anno 1822. Milano 1821.

Möbius: »Kurze Darſtellung der Haupteigenſchaften eines Syſtems von Linſengläſern« in Crelle's Journal für die reine und angewendete Mathematik Bd. 5. Berlin 1830. S. 113.

Beſſel: »Ueber die Grundformeln der Dioptrik« in den Aſtronom. Nachrichten. Bd. 18. Altona 1841. S. 97.

Gauß: »Dioptriſche Unterſuchungen« in den Abh. der Kön. Geſ. d. Wiſſ. zu Göttingen. Th. 1 von den Jahren 1838—1843. Auch in beſonderem Abdruck. Göttingen 1841.

Encke: De formulis dioptricis. Ein Programm, Berlin 1844.

Ich werde hier der Gauß'ſchen Darſtellung folgen, die ſich wegen der vollkommenen Allgemeinheit, durch welche eine Reihe von Linſen einer beliebigen Zahl durch ſphäriſche Flächen geſchiedener durchſichtiger Mittel als beſonderer Fall ſubſumirt wird, mehr als namentlich die Beſſel'ſche Behandlung, der Moſer bei der obenerwähnten Arbeit über das Auge gefolgt iſt, für dieſe phyſiologiſche Anwendung eignet. Für den mathematiſchen Leſer mag noch bemerkt werden, daß hier die Kettenfunctionen, ohne Zuziehung der mit ihnen verſchwiſterten Kettenbrüche, in der urſprünglichen Euler'ſchen Bezeichnungsweiſe (Nov. Commentarii Acad. Petrop. tom. IX.) in Anwendung kommen.

1.

Für den gegenwärtigen Zweck iſt das Auge als ein Syſtem verſchieden ſtark brechender iſophaner Medien zu betrachten, welche unter einander und von dem äußeren Raum (der atmoſphäriſchen Luft) durch ſphäriſche Flächen geſchieden ſind, deren Mittelpunkte auf Einer geraden Linie, der optiſchen Achſe des Auges, liegen. Das ins Auge fallende Licht gelangt zuletzt in den Glaskörper, alſo allgemein zu reden in ein Mittel, welches von dem erſten, aus welchem die Strahlen zu dem Auge gelangen, verſchieden iſt.

Wir betrachten nun für ein ſolches Syſtem beliebig vieler durchſichtiger Mittel den Zuſammenhang zwiſchen den Wegen der einfallenden und der ein- oder mehrmal gebrochenen Lichtſtrahlen, und beziehen zu dieſem Behufe die Wege der Strahlen auf ein Syſtem rechtwinkliger Coordinaten x, y, z, von welchen wir die erſte x in die optiſche Achſe des Syſtems legen. Die Neigung der in Betracht gezogenen Strahlen und der den Einfallspunkten zugehörigen Radien der brechenden Flächen gegen die optiſche Achſe ſetzen wir immer ſo gering voraus, daß die ſphäriſche Abweichung bei Seite geſetzt werden kann [1]). Die Coordinaten x werden bei ganz willkür-

[1]) Daß indeß der Fall, wo die Strahlen einſchließlich ihrer Verlängerungen die Achſe ohne ihr parallel zu ſein, gar nicht treffen und ſonach mit ihr nicht in einerlei Ebene liegen, ebenſo zuläſſig iſt, wie der gegentheilige, brauchte hier kaum beſonders hervorgehoben zu werden, wäre er nicht bei den meiſten Deductionen dioptriſcher Formeln unberückſichtigt oder ausgeſchloſſen geblieben.

lichem Anfangspunkte als wachsend angenommen im Sinne der Richtung der Lichtstrahlen.

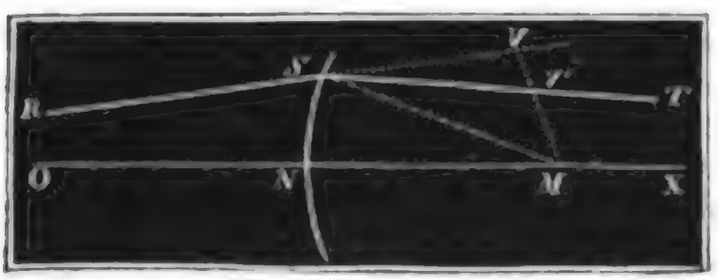
Zuvörderst lassen wir den besonderen Fall einer einmaligen Brechung dem allgemeineren voraufgehen.

Brechung an Einer sphärischen Fläche.

2.

Zur Erörterung der einmaligen Brechung eines Strahls an einer Gränzfläche zwischen zwei Mitteln sei (Fig. 80.) auf der Achse OX in N der Durchschnittspunkt dieser Achse mit der sphärischen Scheidungsfläche, in M der Mittelpunkt dieser Fläche. Mit N und M sollen zugleich die diesen Punkten zugehörigen Werthe von x bezeichnet werden, was weiterhin auch bei andern Punkten der ersten Coordinatenaxe ebenso gehalten werden soll. Es sei ferner $r = M - N$, oder r der Halbmesser der brechenden Fläche, positiv, wenn das erste Mittel an der convexen Seite liegt. Der Brechungsinder des ersten Mittels sei n, des zweiten n', also das Brechungsverhältniß beim Uebergang eines Strahls aus dem ersten ins zweite Mittel $= \frac{n'}{n}$. Dispersive Ungleichheiten der Größen n, n' und die davon herrührende chromatische Abweichung bleiben bei den vorliegenden Betrachtungen ebenso wie die sphärische Abweichung außer Acht.

Fig. 80.



Ein im ersten Mittel verlaufender Lichtstrahl RS treffe die Trennungsfläche bei S, und es sei μ der (spitze) Winkel SMO zwischen dem Radius der Einfallsstelle und der Achse.

Den beiden Gleichungen für die von einem Lichtstrahl vor der Brechung beschriebene gerade Linie geben wir die Form [1])

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta}{n}(x - N) + b \\ z &= \frac{\gamma}{n}(x - N) + c \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (1)$$

[1]) Aus der analytischen Geometrie ist bekannt, daß die erste dieser Gleichungen die Gleichung für die Projection des Strahls RS auf die Ebene (xy) ist und die zweite die Gleichung für die Projection auf die Ebene (xz). Die Coordinaten x, y des Punktes, in welchem der Strahl eine durch N normal zur Achse OX gelegte Querebene durchsetzt, sind b, c, wie sich leicht ergiebt, wenn man $x - N = 0$ setzt. Der Coëfficient $\frac{\beta}{n}$ drückt die trigonometrische Tangente des Neigungswinkels des auf (xy) projicirten Strahls gegen die Achse der x aus, und ebenso $\frac{\gamma}{n}$ die Tangente des Winkels der Projection des Strahls auf die Ebene (xz) gegen die Achse der x. Die Größen β und γ bedeuten also die mit dem Brechungsinder multiplicirten trigonometrischen Tangenten der Winkel, welche die beiden Projectionen des Strahls mit der optischen Achse bilden.

Digitized by Google

und ebenso seien die Gleichungen desselben Strahls RS nach der Brechung:

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta'}{n'}(x - N) + b' \\ z &= \frac{\gamma'}{n'}(x - N) + c' \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (2)$$

Es muß nun die Abhängigkeit der vier Größen β', γ', b', c' von β, γ, b, c entwickelt werden.

Für den Punkt S wird

$$x = N + r(1 - \cos\mu)$$

Durch Elimination von x aus beiden Gleichungen ergiebt sich die Gleichung für die Projection des Strahls auf die Ebene $(y\,z)$, so wie auf jede normale Querebene, nämlich:

$$z = \frac{\gamma}{\beta}(y - b) + c$$

welche sich mit den beiden Gleichungen (1) in der Doppelgleichung zusammenfassen läßt:

$$\frac{x - N}{n} = \frac{y - b}{\beta} = \frac{z - c}{\gamma}.$$

Liegt der Strahl mit der optischen Achse in Einer Ebene, so müssen in der Gleichung zwischen y und z beide Coordinaten zugleich Null werden, und somit hat man für diesen Fall die Proportion:

$$\frac{b}{\beta} = \frac{c}{\gamma}$$

Ist diese Bedingung erfüllt, so hat man für den Durchschnittspunkt des Strahls mit der optischen Achse:

$$x - N = -\frac{n\,b}{\beta} = -\frac{n\,c}{\gamma}$$

Ist sie nicht erfüllt, so fehlt ein solcher Durchschnittspunkt und es wird die Achse von den beiden Projectionen des Strahls an zwei verschiedenen Punkten geschnitten, nämlich von der Projection auf die Ebene $(x\,y)$ in dem Punkte, für welchen

$$x - N = -\frac{n\,b}{\beta}$$

von der Projection auf die Ebene $(x\,z)$ in dem Punkte, wo

$$x - N = -\frac{n\,c}{\gamma}$$

Die Projection des Strahls auf die Ebene $(y\,z)$ durchschneidet im ersten Falle die beiden Coordinatenachsen der y und der z zugleich im Anfangspunkte der Coordinaten, im zweiten Fall in zwei verschiedenen Punkten, nämlich die Achse der y in dem Punkte, wo

$$y = b - \frac{\beta}{\gamma}c$$

die Achse der z, wo

$$z = c - \frac{\gamma}{\beta}b$$

Verläuft der Strahl parallel zur optischen Achse, so wird $\beta = \gamma = 0$ und seine Gleichungen gehen in diese über

$$\left.\begin{aligned} y &= b \\ z &= c \end{aligned}\right\}$$

Verläuft er in der Achse selbst, so wird auch $b = c = 0$, und seine Gleichungen sind:

$$\left.\begin{aligned} y &= 0 \\ z &= 0 \end{aligned}\right\}$$

Diese Erläuterungen sind so elementär, daß sich der Leser die darauf bezüglichen Figuren leicht selbst wird verzeichnen können, falls er es für nöthig erachtet.

Digitized by Google

also weil für denselben sowohl die ersten, wie die zweiten Gleichungen gelten:

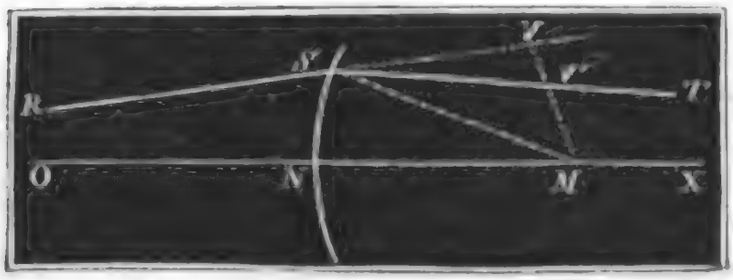
$$\frac{\beta}{n} r\,(1 - \cos\,\mu) + b = \frac{\beta'}{n'} r\,(1 - \cos\,\mu) + b'$$

und folglich, da β, β' und μ als unendlich kleine Größen erster Ordnung gelten, bis auf Größen dritter Ordnung genau

$$\text{und ebenso} \qquad \left.\begin{aligned} b' &= b \\ c' &= c \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (3)$$

Durch M (Fig. 81) lege man eine zur Achse OX normale Ebene, diese werde von dem ersten (nöthigenfalls verlängerten) Weg des Strahls RS in V, von dem zweiten ST in V' geschnitten. Die Verbindungslinie zwischen V und V' muß durch den Punkt M gehen, da der einfallende Strahl RS, der gebrochene Strahl ST und das Einfallsloth SM in Einer Ebene, der Refractionsebene, liegen. Bezeichnet man die Winkel, welche die Linie MV mit dem einfallenden und mit dem gebrochenen Strahl macht, durch λ und λ', so wie den Einfallswinkel VSM durch φ und den Brechungswinkel $V'SM$ durch φ', ferner MV durch v und MV' durch v', so hat man

Fig. 81.



$$\frac{\sin\,\lambda}{\sin\,\varphi} = \frac{r}{v}$$

$$\text{und} \qquad \frac{\sin\,\lambda'}{\sin\,\varphi'} = \frac{r}{v'}$$

$$\text{also} \qquad \frac{\sin\,\varphi'}{\sin\,\varphi} \cdot \frac{\sin\,\lambda}{\sin\,\lambda'} = \frac{n}{n'} \cdot \frac{\sin\,\lambda}{\sin\,\lambda'} = \frac{v'}{v}$$

Da nun für den Punkt V

$$y = b + \frac{\beta r}{n}$$

$$z = c + \frac{\gamma r}{n},$$

hingegen für den Punkt V'

$$y = b' + \frac{\beta' r}{n'}$$

$$z = c' + \frac{\gamma' r}{n'}$$

wird, und die beiden letzteren Coordinaten sich zu den beiden ersteren wie v' zu v verhalten, so hat man

$$b' + \frac{\beta' r}{n} = \frac{n \cdot \sin\,\lambda}{n' \cdot \sin\,\lambda'} \cdot \left(b + \frac{\beta r}{n}\right)$$

$$c' + \frac{\gamma' r}{n'} = \frac{n \cdot \sin\,\lambda}{n' \cdot \sin\,\lambda'} \cdot \left(c + \frac{\gamma r}{n}\right)$$

$$\text{oder} \qquad \beta' = \frac{nb + \beta r}{r} \cdot \frac{\sin\,\lambda}{\sin\,\lambda'} - \frac{n' b'}{r}$$

Digitized by Google

$$\gamma' = \frac{nc + \gamma r}{r} \cdot \frac{\sin \lambda}{\sin \lambda'} - \frac{n' c'}{r}$$

Dieſe Ausdrücke ſind ſtrenge richtig; allein da λ und λ' vom rechten Winkel um kleine Größen erſter Ordnung, alſo ihre Sinus von der Einheit um Größen zweiter Ordnung verſchieden ſind, ſo wird unter Berückſichtigung der Gleichungen (3), auf Größen dritter Ordnung genau,

$$\beta' = \beta - \frac{n' - n}{r} b$$

$$\gamma' = \gamma - \frac{n' - n}{r} c$$

oder, wenn man $-\frac{n' - n}{r} = u$ ſetzt,

$$\left.\begin{aligned} \beta' &= \beta + ub \\ \gamma' &= \gamma + uc \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (4)$$

Sind alſo für den einfallenden Strahl die Gleichungen (1) gegeben und wird der gebrochene Strahl durch die Gleichungen (2) dargeſtellt, ſo wird die Abhängigkeit der Größen b', c', β', γ' von den Größen b, c, β, γ durch (3) und (4) beſtimmt, ſo daß für den gebrochenen Strahl folgende Gleichungen hervorgehen:

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta + ub}{n'} (x - N) + b \\ z &= \frac{\gamma + uc}{n'} (x - N) + c \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (5)$$

3.

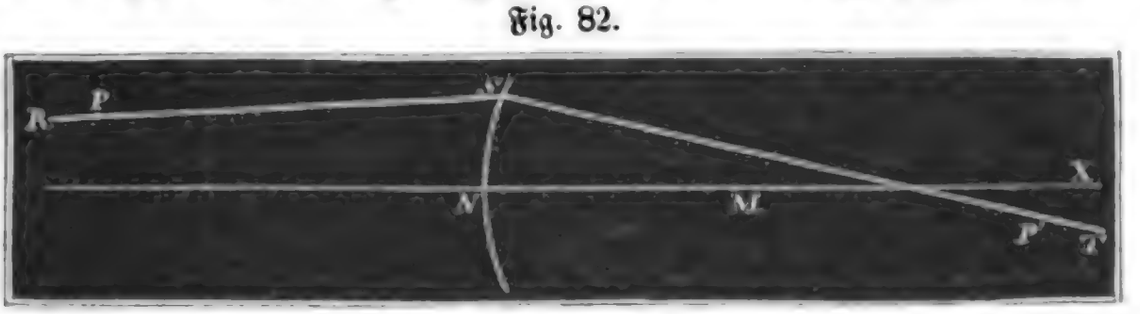
Die Ausdrücke (4) für β', γ' ergeben

$$\beta = \beta' - ub \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (6)$$

$$\gamma = \gamma' - uc \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (7)$$

Iſt nun (Fig. 82) P ein Punkt des einfallenden Strahls RS (oder ſeiner vorwärts gehenden Verlängerung), deſſen Coordinaten ξ, η, ζ ſind, ſo er-

Fig. 82.



giebt ſich aus der erſten beiden Gleichungen (1)

$$\eta = \frac{\beta}{n} (\xi - N) + b$$

und durch Subſtitution des Werthes (6) für β

$$\eta = \frac{\beta' - ub}{n} (\xi - N) + b,$$

alſo

$$b = \frac{n\eta - \beta' (\xi - N)}{n - u (\xi - N)}.$$

Digitized by Google

Subſtituirt man dieſen Werth für b in die erſte der beiden Gleichungen (2) des gebrochenen Strahls, ſo ergiebt ſich

$$y = \frac{\beta'}{n'}(x - N) + \frac{n\eta - \beta'(\xi - N)}{n - u(\xi - N)}$$

$$= \frac{\beta'}{n'}(x - N) - \frac{\beta'}{n'} \cdot \frac{n'(\xi - N)}{n - u(\xi - N)} + \frac{n\tau_1}{n - u(\xi - N)} \quad . \quad . \quad . \quad (8)$$

Durch eine analoge Schlußfolge in Betreff der zweiten Gleichungen in (1) und (2) und des Werthes (7) für γ erhält man

$$z = \frac{\gamma'}{n'}(x - N) - \frac{\gamma'}{n'} \cdot \frac{n'(\xi - N)}{n - u(\xi - N)} + \frac{n\zeta}{n - u(\xi - N)} \quad . \quad (9)$$

Nimmt man nun einen zweiten Punkt P', deſſen Coordinaten ξ', η', ζ' folgende Werthe haben

$$\left.\begin{aligned} \xi' &= N + \frac{n'(\xi - N)}{n - u(\xi - N)} \\ \eta' &= \frac{n\eta}{n - u(\xi - N)} \\ \zeta' &= \frac{n\zeta}{n - u(\xi - N)} \end{aligned}\right\} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

ſo laſſen ſich die Gleichungen (8), (9) auch ſo ſchreiben

$$y = \frac{\beta'}{n'}(x - \xi') + \eta'$$

$$z = \frac{\gamma'}{n'}(x - \xi') + \zeta'$$

Dieſe Gleichungen drücken analytiſch aus, daß der Punkt P', deſſen Coordinaten ξ', η', ζ' ſind, auf dem durch die Gleichungen (2) dargeſtellten gebrochenen Strahl liegt. Zieht man nämlich die erſtere dieſer Gleichungen von der erſten der beiden Gleichungen (2) ab, ſo erhält man

$$\eta' = \frac{\beta'}{n'}(\xi' - N) + b$$

und ebenſo aus den beiden entſprechenden Gleichungen für z

$$\zeta' = \frac{\gamma'}{n'}(\xi' - N) + c$$

Dieſe Ausdrücke aber ergeben ſich ebenſowohl aus den Gleichungen (2) des gebrochenen Strahls, wenn man ſtatt x, y, z die Coordinaten ξ', η', ζ', des Punktes P' in ſie ſubſtituirt.

Die Werthe (10) der Coordinaten des Punktes P' hängen außer von den Conſtanten n, n', u, N nur von den Coordinaten ξ, η, ζ des Punktes P, nicht aber von den Größen β, γ, b, c, das heißt nicht von der Lage des einfallenden Strahls ab, er iſt alſo für alle einfallende Strahlen, die durch P gehen, derſelbe, oder mit andern Worten, alle durch P gehende einfallenden Strahlen gehen nach der Brechung (nöthigenfalls rückwärts verlängert) durch P'.

Man kann demnach den Punkt P wie ein Object und den Punkt P' als ſein dioptriſches Bild betrachten. Jenes kann aber nur dann ein reelles ſein, wenn P im erſten Mittel liegt, d. h. wenn $\xi - N$ negativ iſt, und ebenſo iſt das Bild nur reell, wenn P' im zweiten Mittel liegt, d. h. wenn $\xi' - N$ poſitiv iſt. In den gegentheiligen Fällen ſind Object oder Bild nur virtuell.

Digitized by Google

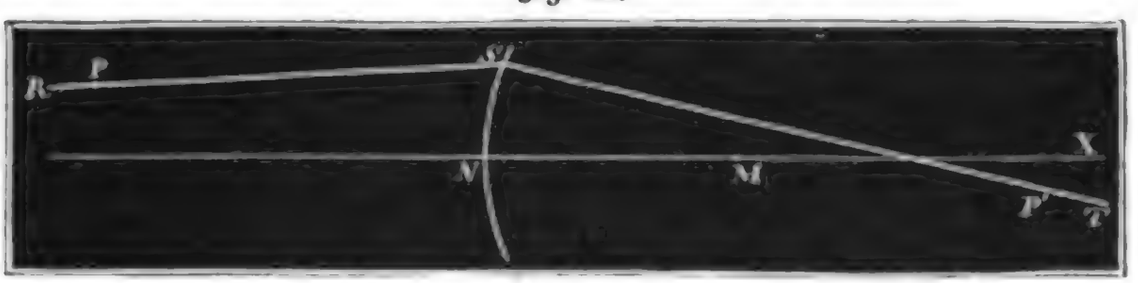
Die Punkte P und P' liegen mit der optischen Achse in Einer Ebene in Entfernungen von derselben, die sich verhalten wie die Einheit und die Zahl $\frac{n}{n - u(\xi - N)}$, welche sich aus (10) als Werth des Verhältnisses $\frac{\eta'}{\eta}$ oder $\frac{\xi'}{\xi}$ ergiebt, wobei das positive oder negative Zeichen dieser Zahl die Lage jener Punkte auf Einer Seite der Achse oder auf entgegengesetzten angiebt.

Ein System von Punkten in derselben gegen die optische Achse senkrechten Ebene kann wie ein zusammengesetztes Object betrachtet werden, dessen zusammengesetztes Bild gleichfalls in Eine gegen die Achse senkrechte Ebene fällt und dem Object ähnlich ist, so daß das Linearverhältniß m (Vergrößerungszahl) von Bild zu Object durch die vorhin erwähnte Zahl ausgedrückt wird, wobei das Zeichen die aufrechte oder umgekehrte Lage unterscheidet.

4.

Aus dem Bisherigen ergiebt sich, daß einfallende homocentrische Strahlen (so nennen wir eine Gesammtheit von Lichtstrahlen, deren Wege einschließlich ihrer vor- und rückwärts gezogenen Verlängerungen einen gemeinschaftlichen Durchschnittspunkt — Centrum, Vereinigungs- oder

Fig. 83.



Sammelpunkt — haben) vom Centrum P (Fig. 83) durch die Brechung an der sphärischen Scheidungsfläche zwischen zwei Medien in homocentrische Strahlen vom Centrum P' übergehen. Nach dem allgemeinen optischen Princip der Revertibilität der Lichtstrahlen kann P' als Centrum homocentrischen im zweiten Mittel verlaufenden, auf die brechende Fläche treffenden Lichtes angesehen werden, welches durch die Brechung in homocentrisches, im ersten Mittel verlaufendes Licht vom Centrum P übergeht. Die Punkte P und P' können also ohne Einfluß auf die Wege der Strahlen ihre Function vertauschen, sie sind reciprok und heißen deßwegen auch conjugirte Vereinigungspunkte.

Während die Coordinaten η, ξ, η', ξ' die Lage der beiden Vereinigungspunkte in ihren (zur optischen Achse normal gelegten) Querebenen feststellen, bestimmen die Coordinaten ξ und ξ' ihre auf die optische Achse projicirten Plätze. Bezeichnen wir die längs der Achse gemessenen Entfernungen der beiden Punkte P und P' vom Scheitel N der brechenden Fläche, d. i. die beiden (conjugirten) Vereinigungsweiten, durch p und p' so, daß

$$\left.\begin{aligned} p &= N - \xi \\ p' &= \xi' - N \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (11)$$

so erhalten wir aus dem ersten der drei Ausdrücke (10) für den Zusammenhang

Digitized by Google

zwiſchen den beiden Größen p, p', indem wir ſtatt u ſeinen Werth $-\frac{n'-n}{r}$ ſetzen,

$$p' = -\frac{n' p}{n - \frac{n'-n}{r} p}$$

oder
$$p' = \frac{n' r p}{(n'-n) p - n r} \quad \ldots\ldots (12)$$

hieraus folgt die bekannte Relation zwiſchen den conjugirten Vereinigungsweiten p, p', dem Radius r der brechenden Fläche und den Brechungsindices n, n' der beiden durch ſie geſchiedenen Mittel:

$$\frac{n}{p} + \frac{n'}{p'} = \frac{n'-n}{r} \quad \ldots\ldots\ldots (13)$$

Bei den Veränderungen, welche die conjugirten Vereinigungsweiten p und p', als variabel betrachtet, gleichzeitig erleiden, ſind die Fälle einer beſonderen Beachtung werth, wo eine von dieſen beiden Größen unendlich wird, d. h. wo das einfallende oder das gebrochene Licht aus parallelen Strahlen beſteht. Nehmen wir das gebrochene Licht als parallel, d. h. $p' = \infty$ an, ſo wird nach (13)

$$p = \frac{n r}{n' - n}$$

oder wenn man $\frac{n r}{n' - n} = -\frac{n}{u} = f$ ſetzt,

$$p = f.$$

Nehmen wir das einfallende Licht als parallel, ſomit $p = \infty$ an, ſo wird

$$p' = \frac{n' r}{n' - n}$$

oder, wenn man $\frac{n' r}{n' - n} = -\frac{n'}{u} = f'$ ſetzt,

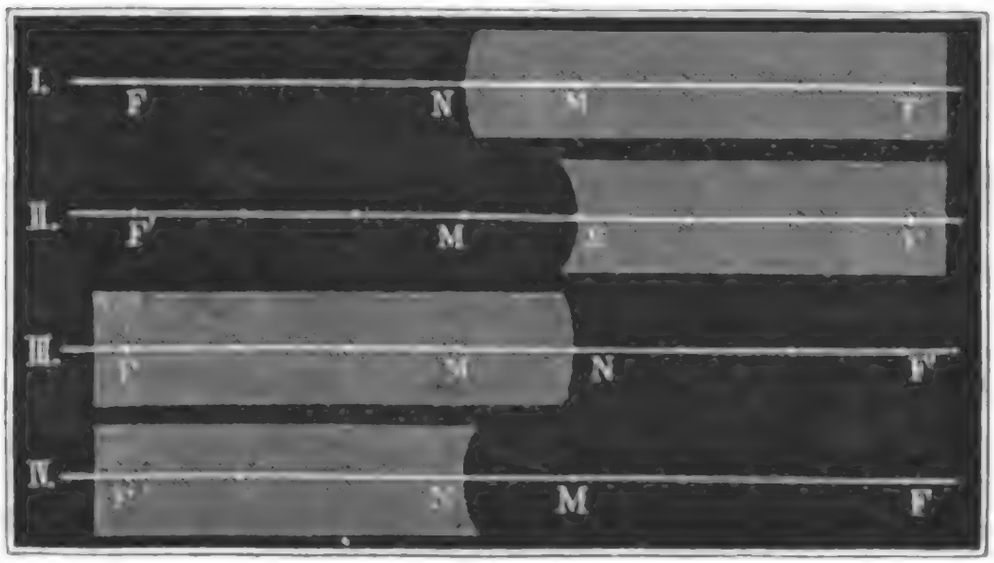
$$p' = f'.$$

Die Relation (13) kann hiernach auch ſo ausgedrückt werden

$$\frac{n}{p} + \frac{n'}{p'} = \frac{n}{f} = \frac{n'}{f'} \quad \ldots\ldots\ldots (14)$$

Der Punkt F (Fig. 84) der optiſchen Achſe, deſſen Entfernung $N - F$

Fig. 84.



Digitized by Google

$= f$, und der Punkt F', dessen Entfernung $F' - N = f'$, heißen die Brennpunkte des Systems der beiden Medien, so wie die durch sie zur Achse normal gelegten Ebenen die Brennpunkts- oder Focalebenen. Jeder der beiden Brennpunkte, so wie jeder in einer Focalebene liegende Punkt ist ein Sammelpunkt, dessen conjugirter Vereinigungspunkt in unendlicher Entfernung von der brechenden Fläche liegt. Die Größen f und f' heißen die beiden Brennweiten des Systems. Aus (14) ergiebt sich ihr Verhältniß

$$\frac{f'}{f} = \frac{n'}{n}$$

d. h. gleich dem (relativen) Brechungsverhältniß beider Medien für den Uebergang des Lichts aus dem ersten in das zweite. Da dies Brechungsverhältniß immer als positiv gilt, so haben die beiden Brennweiten stets gleiche Vorzeichen und liegen stets auf entgegengesetzten Seiten der brechenden Fläche. Sind sie beide positiv, so nennen wir das dioptrische System collectiv, im gegentheiligen Falle dispansiv. Der erste Fall findet statt, wenn r oder $M - N$ und $n' - n$ gleiche, der zweite, wenn sie verschiedene Vorzeichen haben. Im collectiven System liegt also das stärker brechende Medium an der concaven, im dispansiven an der converen Seite der Trennungsfläche. In jenem Fall sind die Brennpunkte reell, in diesem virtuell.

Betrachtet man im collectiven System jeden der beiden Brennpunkte als dem Mittel angehörig, in welchem er selbst liegt, so hat man im dispansiven System jeden der beiden Brennpunkte als dem auf der entgegengesetzten Seite der brechenden Fläche liegenden Mittel zugehörig anzusehen. Dasselbe gilt von den beiden Brennweiten. Dem vorhin angeführten Verhältniß der Brennweiten zufolge kommt hiernach die größere Brennweite stets dem stärker brechenden Medium zu. Folglich liegt im collectiven wie im dispansiven System die größere Brennweite auf der concaven Seite der brechenden Fläche. Da nun, wie sich aus den obigen Werthen der Brennweiten ergiebt, ihre Differenz $f' - f = r$, gleich dem Radius der brechenden Fläche ist, so liegt der Mittelpunkt M der Fläche ebenso weit von einem Brennpunkt als der Scheitel N von dem andern, oder die Punkte N und M liegen symmetrisch zwischen den Brennpunkten F und F'.

Fig. 84 erläutert dies an vier Beispielen für Luft und Wasser (das letztere im schraffirten Raum gedacht), wobei das relative Brechungsverhältniß $\frac{n'}{n}$ für den Uebergang des Lichts aus Luft in Wasser $= 4/3$, für den Uebergang aus Wasser in Luft also $= 3/4$ angenommen ist. Im ersten und dritten Fall ist das System collectiv, im zweiten und vierten dispansiv. Nimmt man den Radius NM der Fläche zur Einheit, so ist in den beiden ersten Fällen $NF = MF' = 3$ und $MF = NF' = 4$, in den zwei letzten $NF = MF' = 4$ und $MF = NF' = 3$.

5.

Aus der Relation (14) folgt

$$p' = \frac{n'}{n} \cdot \frac{pf}{p - f} \quad \ldots\ldots \quad (15)$$

Setzt man nun $p = \mathfrak{x} + f$ und $p' = \mathfrak{y} + f'$, so folgt

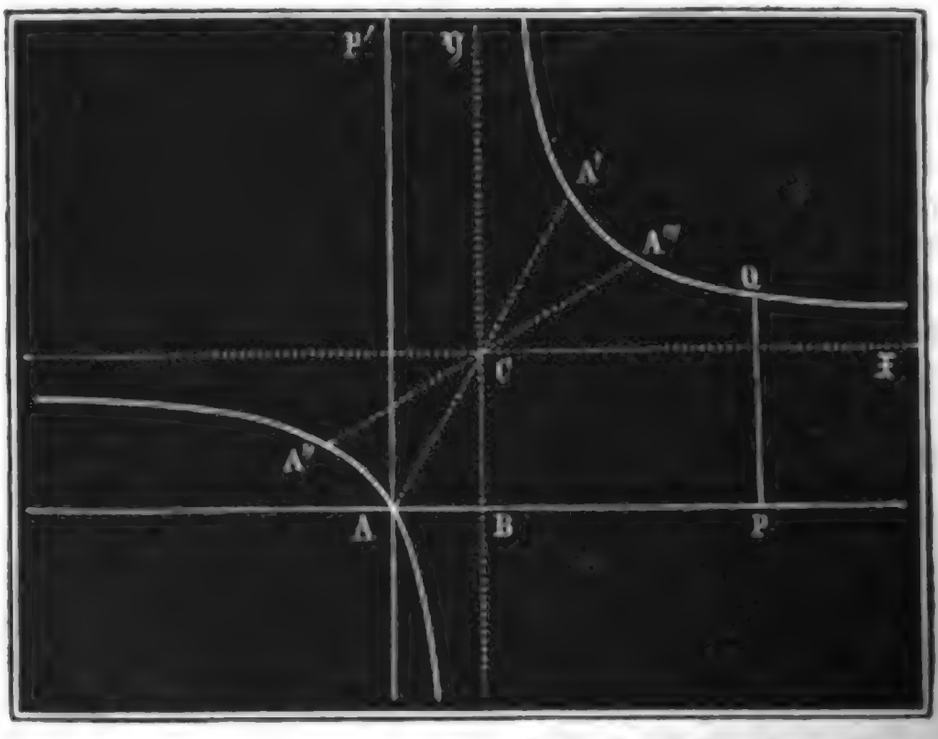
$$\mathfrak{x}\mathfrak{y} + \mathfrak{x}f' = \frac{n'}{n}\mathfrak{x}f + \frac{n'}{n}ff$$

oder, da $\frac{n'}{n}f = f'$ ist,

$$\mathfrak{x}\mathfrak{y} = ff' \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (16)$$

Diese Gleichung zwischen $\mathfrak{x}$ und $\mathfrak{y}$ stellt unter Voraussetzung rechtwinkliger Coordinaten eine gleichseitige Hyperbel (Fig. 85) dar, bezogen auf ihre Asymptoten $c\mathfrak{x}$, $c\mathfrak{y}$ als Coordinaten. Die beiden Curvenzweige fallen in

Fig. 85.



diejenigen Raumquadranten, für welche Abscissen und Ordinaten gleiche Zeichen haben; an den Scheiteln der Hyperbel ist Abscisse sowohl als Ordinate gleich der mittlern Proportionalen zwischen den Brennweiten; die sogenannte Potenz der Hyperbel ist das Product beider Brennweiten. Diese Curve ist also geeignet, den functionellen Zusammenhang zwischen beiden Vereinigungsweiten p und p' darzustellen, welcher in Folge der Gleichung (16) die Form $(p - f)(p' - f') = ff'$ (17) annimmt. Zählt man nämlich die Coordinaten p', p' auf neuen, den vorigen parallelen Achsen von einem Anfangspunkte A aus, für welchen die Coordinaten des Mittelpunktes C der Hyperbel gleich den Brennweiten sind, d. h. $AB = f$, $BC = f'$, und der mithin auf der Curve selbst liegt, so giebt jeder Punkt Q der Hyperbel durch seine beiden Coordinaten AP, PQ zwei conjugirte Vereinigungsweiten, wobei positive Coordinaten reelle, negative aber virtuelle Sammelpunkte bezeichnen. Die auf die vier in Fig. 84 dargestellten Fälle bezüglichen Constructionen würden sich nur durch die Lage des Coordinaten-Anfangs unterscheiden. Während A dem ersten jener Fälle entspricht, würde dieser Punkt für die drei übrigen beziehungsweise nach A', A'', A''', wo die Coordinaten des Mittelpunktes C vertauscht oder mit geändertem Zeichen erscheinen, zu verlegen sein, ohne Aenderung der Richtung und des Sinns der Coordinaten. Es gelten also A, A'' für das collective, A', A''' für das dispansive System.

Digitized by Google

Eine weitere Discussion specieller Fälle würde bei der Anschaulichkeit dieser geometrischen Darstellung für unsern gegenwärtigen Zweck überflüssig sein.

6.

Das im Art. 3 erwähnte Linearverhältniß m zwischen den Entfernungen conjugirter Vereinigungspunkte von der optischen Achse erhält durch Einführung des in (11) aufgeführten Werthes von p, so wie der beiden Brennweiten f, f' folgende verschiedene Formen:

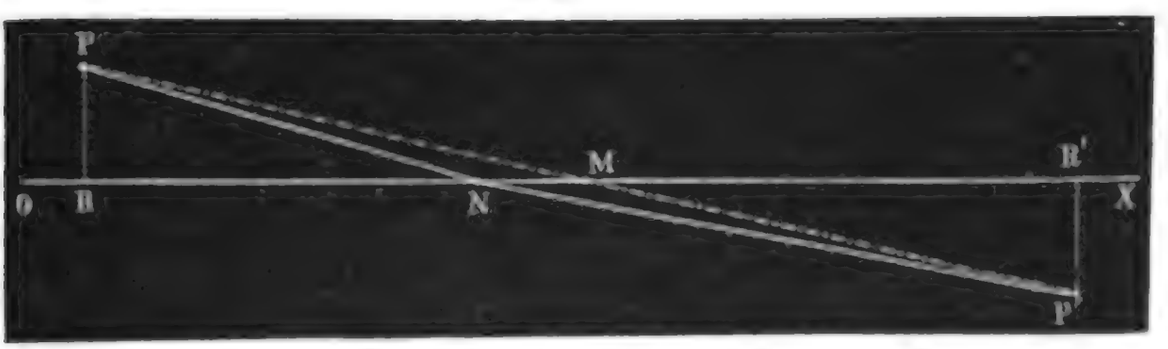
$$\left.\begin{aligned} m = \frac{n}{n+up} &= \frac{1}{1+\frac{u}{n}p} = \frac{1}{1-\frac{p}{f}} = -\frac{f}{p-f} \\ = \frac{n'+up'}{n'} &= 1+\frac{u}{n'}p' = 1-\frac{p'}{f'} = -\frac{p'-f'}{f'} \end{aligned}\right\} . \quad (18)$$

Das Verhältniß der conjugirten Vereinigungsweiten ergiebt sich nunmehr aus (15)

$$\frac{p'}{p} = -m.\frac{n'}{n} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (19)$$

Ziehen wir (Fig. 86.) in der Ebene, in welcher, wie Art. 3 bemerkt worden, die Vereinigungspunkte P, P' zugleich mit der optischen Achse OX lie-

Fig. 86.



gen, die Linien PR, $P'R'$ senkrecht zur Achse, bezeichnen PR, $P'R'$ durch q, q', so daß also $q : q' = 1 : m$, verbinden ferner N und M durch gerade Linien mit P und P' und bezeichnen die Winkel PNR, $P'NR'$, PMR, $P'MR'$ beziehungsweise durch φ, φ', ψ, ψ', so wird, in sofern ihrer Kleinheit wegen diese Winkel statt ihrer Tangenten gesetzt werden dürfen,

$$\frac{\varphi}{\varphi'} = \frac{q}{q'}.\frac{p'}{p}$$
$$= -\frac{n'}{n}$$

Dieser Ausdruck kommt für den Fall geringer Neigungen der Strahlen gegen das Einfallsloth mit dem Snellius'schen Gesetze überein und ist also für sich klar. Das negative Zeichen giebt die entgegengesetzte Lage der Winkel zu beiden Seiten der Achse an.

Das Verhältniß der Winkel am Punkte M dagegen ist

$$\frac{\psi}{\psi'} = \frac{q}{q'}.\frac{p'-r}{p+r}$$

Digitized by Google

Nun hat man aber aus (12)

$$p' - r = \frac{n' r p}{(n' - n) p - nr} - r$$

$$= \frac{nrp + nrr}{(n' - n) p - nr}$$

und

$$\frac{p' - r}{p + r} = \frac{n}{\frac{n' - n}{r} p - n}$$

$$= -\frac{n}{n + up}$$

$$= -m$$

Folglich

$$\frac{\psi}{\psi'} = -1$$

oder

$$\psi' = -\psi$$

Die beiden Winkel PMR und $P'MR'$ sind also von gleicher Größe und liegen auf entgegengesetzten Seiten der optischen Achse, d. h. die drei Punkte P, M, P' liegen auf Einer geraden Linie. Auch dies Resultat ist für sich klar, da jeder auf den Mittelpunkt M gerichtete einfallende Strahl bei seinem Durchgang durch die brechende Fläche keine Richtungsänderung erfährt.

Hat man nun nach Art. 5 für eine gegebene Vereinigungsweite NR die ihr conjugirte NR' gefunden, so findet sich zu dem der gegebenen Vereinigungsweite zugehörigen Vereinigungspunkte P der ihm conjugirte P' in dem Durchschnittspunkt der von P durch den Mittelpunkt M gezogenen geraden Linie mit der der conjugirten Vereinigungsweite NR' zugehörigen Querebene.

Die Verbindungslinie zwischen einem gegebenen Centrum homocentrischen einfallenden Lichtes und dem Punkte M, welche (nöthigenfalls verlängert) die Richtung angiebt, in welcher von jenem Centrum aus der Vereinigungspunkt des gebrochenen Lichtes gelegen ist, nennen wir Richtungs- oder Directionslinie, und den Punkt M, in welchem sich alle Richtungslinien kreuzen, den Kreuzungs- oder Knotenpunkt. Dem Scheitel N der brechenden Fläche mag (einer erst im Folgenden hervortretenden Analogie wegen) schon hier die Benennung Hauptpunkt, so wie der durch ihn zur Achse senkrechten Querebene die der Hauptebene beigelegt werden.

7.

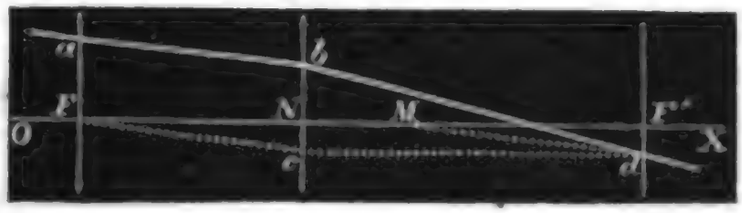
Das Bisherige führt auf einfache constructive Lösungen der Aufgaben: erstens zu jedem gegebenen einfallenden Strahl den zugehörigen gebrochenen Strahl, und zweitens zu jedem Objectpunkt den zugehörigen Bildpunkt zu finden.

Für die erstere Aufgabe sei in Fig. 87. OX die optische Achse, F der Brennpunkt des ersten, F' der des zweiten Mittels, N der Haupt- und M der Knotenpunkt; die durch F, F', N quer zur Achse gezogenen Linien stellen die Focalebenen und die Hauptebene dar. Ein gegebener Strahl treffe die erste Focalebene im Punkt a, die Hauptebene in b (a und b liegen, wie früher erwähnt, nicht nothwendig mit der Achse in Einer Ebene). Man ziehe durch

Digitized by Google

den ersten Brennpunkt F eine zu dem gegebenen Strahl parallele gerade Linie, sie treffe die Hauptebene in c. Durch c ziehe man parallel zur Achse

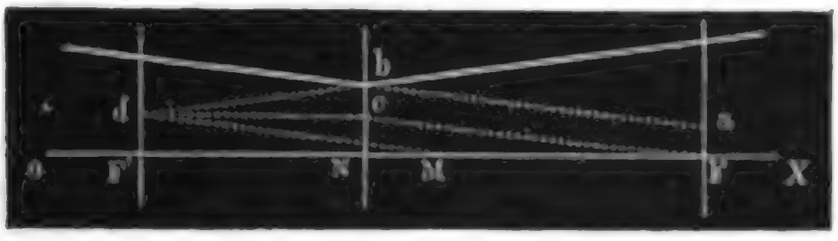
Fig. 87.



eine gerade Linie, welche die zweite Focalebene in d trifft. Dann ist die gerade Line zwischen b und d der Weg des gebrochenen Strahls. Statt der beiden Linien Fc, cd kann die Linie Md, vom Knotenpunkt M parallel dem einfallenden Strahl bis zur zweiten Focalebene gezogen, dienen den Punkt d zu finden, der in Verbindung mit b den Weg des gebrochenen Strahls bestimmt.

Während sich Fig. 87 zunächst auf ein collectives System bezieht, stellt Fig. 88 dieselbe Construction für ein dispansives System dar, bei welchem,

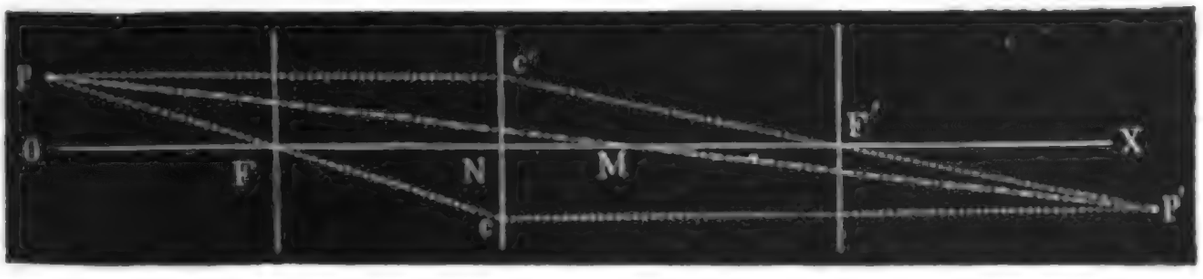
Fig. 88.



wie bei jenem, das erste Mittel an der converen Seite der Trennungsfläche liegt.

Die zweite Aufgabe betreffend, sei in Fig. 89 P ein Objectpunkt. Die Verbindungslinie zwischen P und F treffe die Hauptebene in c, eine durch P

Fig. 89.



zur Achse parallel gezogene Linie treffe dieselbe in c'. Die durch c' und F' gehende und die durch c zur Achse parallel gezogene Linie schneiden sich alsdann im gesuchten conjugirten Sammelpunkt P'. Durch Zuhülfenahme der Richtungslinie PP' kann man entweder den Punkt c und mit ihm die Linien Pc, cP' oder den Punkt c' und mit ihm die Linien Pc', $c'P'$ entbehren.

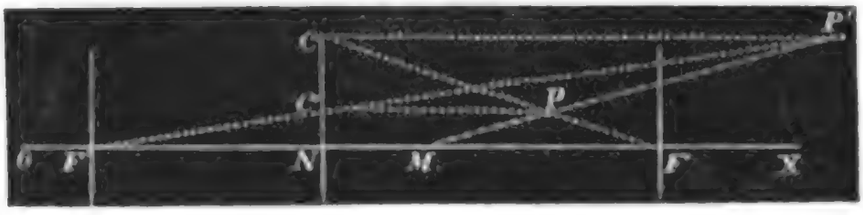
Läge der Objectpunkt P, also auch der Bildpunkt P' in der Achse, in welchem Falle sowohl die Richtungslinie als auch die Linien Pc, cP', Pc', $c'P'$ mit der Achse coincidiren und die Lage des Durchschnittspunkts P' unbestimmt lassen würden, so ziehe man von P einen beliebigen außerhalb der Achse verlaufenden einfallenden Strahl, zu dem man nach der zur ersten Aufgabe ge-

Digitized by Google

gebenen Construction den gebrochenen Strahl findet, dessen Durchschnittspunkt mit der Achse der gesuchte Sammelpunkt ist.

Fig. 89 bezieht sich zunächst auf ein collectives System und einen reellen Objectpunkt, der einen reellen Bildpunkt erzeugt. In Figur 90 ist dieselbe

Fig. 90.



Construction beispielsweise für ein dispansives System (entsprechend dem vierten der in Fig. 84 dargestellten Fälle), für einen virtuellen Objectpunkt P und einen reellen Bildpunkt P' dargestellt. Die Constructionen für andere Fälle sind hiernach so leicht zu finden, daß es überflüssig wäre, sie in besonderen Figuren ausführlicher darzulegen, und es mag statt dessen auf die Art. 5 erörterte graphische Darstellung zurückverwiesen werden, welche sämmtliche möglichen Fälle übersichtlich zusammenfaßt.

8.

Der einfache, Art. 2—7 erörterte Fall einer einmaligen Brechung bietet für die dioptrische Discussion des Auges nicht nur wegen der Analogie, vermöge welcher der im Nächstfolgenden zu untersuchende allgemeinere Fall einer beliebig vielmaligen Brechung als eine leicht zu überschauende Verallgemeinerung des einfacheren erscheinen wird, sondern auch wegen der später sich darbietenden Reduction des Sehorgans auf einen nur aus einer brechenden Substanz bestehenden optischen Apparat, wodurch das Auge sammt dem umgebenden schwächer brechenden Mittel, der atmosphärischen Luft, einem collectiven dioptrischen System mit einmaliger Brechung identificirt wird, ein vorzügliches Interesse dar. Die Ausführlichkeit aber, mit der ein an sich elementärer Fall hier abgehandelt worden ist, wird ihre Rechtfertigung besonders in der ersten der beiden erwähnten Rücksichten, so wie in der Kürze des Ausdrucks finden, welche nunmehr bei der Betrachtung des verwickelteren Falles in alle den Punkten möglich sein wird, wo dieser als jenem analog erscheint. Der Einsicht in diese Analogie wird nebenher eine möglichst übereinstimmende Bezeichnung Vorschub leisten helfen.

Brechung an beliebig vielen sphärischen Flächen.

9.

Um den Weg des Lichtstrahls nach beliebig vielen Brechungen zu bestimmen, bezeichnen wir durch $N^0, N', N'', \ldots N^{(\mu)}$ die auf der Axe der x, der optischen Achse, liegenden Scheitelpunkte der Brechungsflächen, deren Anzahl $\mu+1$ ist, durch $M^0, M', M'' \ldots M^{(\mu)}$, die in dieser Achse liegenden geometrischen Mittelpunkte dieser Flächen, durch $r^0, r', r'' \ldots r^{(\mu)}$ die Größen M^0-N^0, $M'-N'$, $M''-N'' \ldots M^{(\mu)}-N^{(\mu)}$, d. i. die

Halbmeſſer der brechenden Flächen (poſitiv, wenn die Coordinate x des Mittelpunktes algebraiſch größer iſt als die des zugehörigen Scheitels), und durch n^0, n', n'', n''' . . . $n^{(\mu)}$, $n^{(\mu+1)}$ der Ordnung nach die Brechungsindices der $\mu+2$ Medien, welche von den $\mu+1$ Flächen von einander getrennt ſind. In dem Falle, daß das erſte und das letzte Mittel daſſelbe iſt, der zwar in der Regel bei optiſchen Inſtrumenten, nicht aber beim Auge ſtattfindet, iſt $n^{(\mu+1)} = n^0$.

Die Gleichungen für den Weg des Lichtſtrahls vor der erſten Brechung ſeien:

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^0}{n^0}(x - N^0) + b^0 \\ z &= \frac{\gamma^0}{n^0}(x - N^0) + c^0 \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (20)$$

die Gleichungen für den Weg nach der erſten Brechung folgende

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta'}{n'}(x - N^0) + b^0 \\ z &= \frac{\gamma'}{n'}(x - N^0) + c^0 \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (21)$$

oder anſtatt auf N^0 auf N' bezogen

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta'}{n'}(x - N') + b' \\ z &= \frac{\gamma'}{n'}(x - N') + c' \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (22)$$

ebenſo die Gleichungen für den Weg nach der zweiten Brechung

$$y = \frac{\beta''}{n''}(x - N') + b'$$

$$z = \frac{\gamma''}{n''}(x - N') + c'$$

oder

$$y = \frac{\beta''}{n''}(x - N'') + b''$$

$$z = \frac{\gamma''}{n''}(x - N'') + c''$$

u. ſ. w., alſo, wenn wir die letzten Glieder in den Reihen der $\beta, \gamma, n, N, b, c$, nämlich $\beta^{(\mu+1)}$, $\gamma^{(\mu+1)}$, $n^{(\mu+1)}$, $N^{(\mu)}$, $b^{(\mu+1)}$, $c^{(\mu+1)}$, um ſie als ſolche kenntlich zu machen, durch β^*, γ^*, n^*, N^*, b^*, c^* bezeichnen, die Gleichungen für den letzten Weg des Lichtſtrahls

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^*}{n^*}(x - N^*) + b^* \\ y &= \frac{\gamma^*}{n^*}(x - N^*) + c^* \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (23)$$

Aus den Gleichungen (20) und (21) für die Coordinate y findet man in Folge des Art. 2

$$\beta' = \beta^0 - \frac{n' - n^0}{r^0} b^0$$

Digitized by Google

und aus den Gleichungen für y in (21) und (22), die eine von der andern subtrahirt, folgt

$$b' = b^0 + \frac{N'-N^0}{n'}\,\beta'$$

Setzen wir zur Abkürzung [1])

$$\left.\begin{aligned} &\frac{N'-N^0}{n'} = t', \quad \frac{N''-N'}{n''} = t'', \quad \frac{N'''-N''}{n'''} = t''', \quad \text{ꝛc.} \\ -&\frac{n'-n^0}{r^0} = u^0, -\frac{n''-n'}{r'} = u', -\frac{n'''-n''}{r''} = u'', \quad \text{ꝛc.} \end{aligned}\right\} \quad . \quad (24)$$

und der Analogie nach für die letzten Glieder in diesen Reihen

$$t^{(\mu)} = t^*,\ u^{(\mu)} = u^*$$

so nehmen die beiden gefundenen Werthe von β' und b', so wie alle folgenden aus den Reihen der β und b, welche sich in analoger Weise aus den Gleichungen der Coordinate y für die Wege vor und nach den einzelnen Brechungen finden lassen, folgende Form an:

$$\left.\begin{aligned} \beta' &= \beta^0 + u^0 b^0 \\ b' &= b^0 + t'\beta' \\ \beta'' &= \beta' + u' b' \\ b'' &= b' + t''\beta'' \\ \beta''' &= \beta'' + u'' b'' \\ b''' &= b'' + t'''\beta''' \\ &\text{ꝛc.} \end{aligned}\right\} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (25)$$

Diese recurrirenden Ausdrücke zeigen, daß b^* und β^* linearisch durch b^0 und β^0 bestimmt werden. In ganz ähnlicher Weise findet man aus den betreffenden Gleichungen für die Coordinate z eine analoge Reihe von Ausdrücken für γ', c', γ'', c'', ꝛc. durch welche c^* und γ^* aus c^0 und γ^0 abgeleitet werden können. Es kommt nun darauf an, die Bestimmung der Größen b^* und β^* durch b^0 und β^0, so wie der Größen c^* und γ^* durch c^0 und γ^0

---

[1]) Die hier eingeführten Größen t und u bilden in jedem dioptrischen System Reihen von Constanten, wie die Größen N, n, r, von denen sie abhängen. Diese Reihen lassen sich leicht in einer schematischen Gruppirung überblicken, wie sie hier für den Fall von vier brechenden Flächen ($\mu = 3$) beigefügt ist:

$$\begin{array}{ccccccc} N^0 & & N' & & N'' & & N^* \\ n^0 & | & n' & | & n'' & | & n''' & | & n^* \\ & r^0 & & r' & & r'' & & r^* & \\ & & t' & & t'' & & t^* & & \\ & u^0 & & u' & & u'' & & u^* & \end{array}$$

Während durch N die Plätze der brechenden Flächen längs der Achse, durch r ihre Krümmungen und durch n die Brechungsconstanten der durch sie von einander getrennten Mittel angegeben werden, wird durch t die Distanz je zweier benachbarter Flächen, dividirt durch den Index des zwischenliegenden Mittels, und durch u die Differenz der Indices zweier benachbarter Mittel, dividirt durch den (negativen) Radius der scheidenden Fläche dargestellt.

Digitized by Google

durch directe Ausdrücke, d. h. unter Ausschluß der Zwischenglieder der Reihen der b, β, c, γ zu bewerkstelligen.

Die durch die Ausdrücke (26) veranlaßten successiven Substitutionen führen, wie man leicht übersieht, auf Ausdrücke von der Form

$$\left.\begin{aligned} b^* &= g\,b^0 + h\,\beta^0 \\ \beta^* &= k\,b^0 + l\,\beta^0 \\ c^* &= g\,c^0 + h\,\gamma^0 \\ \gamma^* &= k\,c^0 + l\,\gamma^0 \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (26)$$

worin die Coefficienten g, h, k, l lediglich aus Gliedern der Reihen der t und der u zusammengesetzt sind. Zur Erkennung des allgemeinen Gesetzes dieser Zusammensetzung aber führt uns folgende Betrachtung.

10.

Bildet man aus einer Reihe gegebener Größen a, b, c, d, e ꝛc. eine andere Reihe $\mathfrak{A}$, $\mathfrak{B}$, $\mathfrak{C}$, $\mathfrak{D}$, $\mathfrak{E}$ ꝛc. nach folgendem Algorithmus

a	$\mathfrak{A} = \mathfrak{a}$
b	$\mathfrak{B} = \mathfrak{b}\,\mathfrak{A} + 1$
c	$\mathfrak{C} = \mathfrak{c}\,\mathfrak{B} + \mathfrak{A}$
d	$\mathfrak{D} = \mathfrak{d}\,\mathfrak{C} + \mathfrak{B}$
e	$\mathfrak{E} = \mathfrak{e}\,\mathfrak{D} + \mathfrak{C}$
f	$\mathfrak{F} = \mathfrak{f}\,\mathfrak{E} + \mathfrak{D}$
ꝛc.	ꝛc.

und bezeichnet mit Euler [1]) die Größen der zweiten Reihe in dieser Weise:

$$\begin{aligned} \mathfrak{A} &= (\mathfrak{a}) \\ \mathfrak{B} &= (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}) \\ \mathfrak{C} &= (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}) \\ \mathfrak{D} &= (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}, \mathfrak{d}) \\ \mathfrak{E} &= (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}, \mathfrak{d}, \mathfrak{e}) \\ &\text{ꝛc.} \end{aligned}$$

wobei wesentlich die eingeklammerten Elemente in der durch die gegebene Reihe bestimmten Ordnung aufgeführt werden, so ist klar, daß

$$\begin{aligned} (\mathfrak{a}) &= \mathfrak{a} \\ (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}) &= \mathfrak{b}\,(\mathfrak{a}) + 1 \\ (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}) &= \mathfrak{c}\,(\mathfrak{a}, \mathfrak{b}) + (\mathfrak{a}) \\ (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}, \mathfrak{d}) &= \mathfrak{d}\,(\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}) + (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}) \\ (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}, \mathfrak{d}, \mathfrak{e}) &= \mathfrak{e}\,(\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}, \mathfrak{d}) + (\mathfrak{a}, \mathfrak{b}, \mathfrak{c}) \\ &\text{ꝛc.} \end{aligned}$$

wo man der Analogie nach ( ) statt 1 und $\mathfrak{a}$ ( ) statt $\mathfrak{a}$ schreiben dürfte, und daß allgemein

---

[1]) Specimen algorithmi singularis, Novi Commentarii Acad. Petrop. tom. IX. pag. 53.

Digitized by

$$(a,b,c,d\ldots p,q,r) = r\,(a,b,c,d\ldots p,q) + (a,b,c,d\ldots p)$$

Entwickelt man die Werthe für die Glieder der abgeleiteten Reihe, so erhält man

$$\begin{aligned}
(a) &= a\\
(a,b) &= ab+1\\
(a,b,c) &= abc+c+a\\
(a,b,c,d) &= abcd+cd+ad+ab+1\\
(a,b,c,d,e) &= abcde+cde+ade+abe+abc+e+c+a\\
&\text{ꝛc.}
\end{aligned}$$

oder, um das Gesetz des Fortschreitens deutlicher zu erkennen:

$$\begin{aligned}
(a) &= a(1)\\
(a,b) &= ab\left(1+\tfrac{1}{ab}\right)\\
(a,b,c) &= abc\left(1+\tfrac{1}{ab}+\tfrac{1}{bc}\right)\\
(a,b,c,d) &= abcd\left(1+\tfrac{1}{ab}+\tfrac{1}{bc}+\tfrac{1}{cd}+\tfrac{1}{abcd}\right)\\
(a,b,c,d,e) &= abcde\left(1+\tfrac{1}{ab}+\tfrac{1}{bc}+\tfrac{1}{cd}+\tfrac{1}{de}+\tfrac{1}{abcd}+\tfrac{1}{abde}+\tfrac{1}{bcde}\right)
\end{aligned}$$

In den Nennern der hier auftretenden Brüche vom Zähler 1 erscheinen anfangs die Producte aus je zwei benachbarten Elementen, dann die Combinationen zu zwei aus denjenigen dieser Producte, die kein gemeinschaftliches Element haben, und so würden weiterhin bei den folgenden Ableitungen die Combinationen zu drei, zu vier u. s. w. aus solchen Binärproducten hinzutreten, die keinen gemeinschaftlichen Factor haben. Hiermit ist das Gesetz des Fortschreitens evident. Zugleich aber geht hieraus hervor, daß unbeschadet des resultirenden Werthes die Ordnung der in Klammern stehenden Elemente umgekehrt werden darf und daß

$$\begin{aligned}
(a,b) &= (b,a)\\
(a,b,c) &= (c,b,a)\\
(a,b,c,d) &= (d,c,b,a)\\
&\text{ꝛc.}
\end{aligned}$$

Ferner läßt sich darthun, daß

$$\begin{aligned}
(a)\,(b) &- 1\,(a,b) &&= -1\\
(a,b)\,(b,c) &- (b)\,(a,b,c) &&= +1\\
(a,b,c)\,(b,c,d) &- (b,c)\,(a,b,c,d) &&= -1\\
(a,b,c,d)\,(b,c,d,e) &- (b,c,d)\,(a,b,c,d,e) &&= +1\\
&\text{ꝛc.}
\end{aligned}$$

Man hat nämlich dem Vorhergehenden zufolge $(a)(b) - 1(a,b) = ab - (ab+1) = -1$. Sodann $(a,b)(b,c) - (b)(a,b,c) = (a,b)c(b) + (a,b) - (b)c(a,b) - (b)(a)$ oder, da in diesem letzten Aggregat der erste und dritte Theil wegfallen, $= -(a)(b) + 1(a,b)$, welches negativ genommen, wie eben bewiesen, $= -1$, also ist $(a,b)(b,c) - (b)(a,b,c) = +1$. So wie nun die zweite der fraglichen Differenzen durch den Zeichenwechsel mit der ersten identisch wurde, so läßt sich die dritte, ne-

Digitized by Google

gativ genommen, auf die zweite zurückführen. Denn da $(b,c,d) = d(b,c) + (b)$ und $(a,b,c,d) = d(a,b,c) + (a,b)$, so wird die dritte jener Differenzen $(a,b,c)(b,c,d) - (b,c)(a,b,c,d) = (a,b,c)d(b,c) + (a,b,c)(b) - (b,c)d(a,b,c) - (b,c)(a,b) = -(a,b)(b,c) + b(a,b,c) =$ der zweiten Differenz, negativ genommen. In gleicher Weise kann jede folgende Differenz auf die vorhergehende, negativ genommen, zurückgeführt werden, woraus erhellt, daß da die erste $= -1$, alle ungeraden in der Reihe $= -1$, alle geraden $= +1$ sein werden. Man darf allgemein sagen, daß

$$(a,b,c\ldots.l,m)(b,c\ldots.l,m,n) - (b,c\ldots.l,m)(a,b,c\ldots.l,m,n) = \pm 1, \quad (27)$$

wo das obere oder das untere Zeichen gilt, jenachdem die Anzahl aller Elemente $a,b,c\ldots.n$ ungerade oder gerade ist.

11.

Kehren wir wieder zu den Ausdrücken (26) zurück, so lehren die successiven Substitutionen, aus denen sie resultiren, daß die Coefficienten g,h,k,l Ableitungen der im vorigen Artikel betrachteten Art aus der Reihe der Elemente $u^0, t', u', t'', u'' \ldots. t^*, u^*$ sind, und zwar unter Anwendung der besprochenen Euler'schen Bezeichnung:

$$\left.\begin{aligned} g &= (u^0, t', u', t'', u'' \ldots. t^*) \\ h &= \quad (t', u', t'', u'' \ldots. t^*) \\ k &= (u^0, t', u', t'', u'' \ldots. t^*, u^*) \\ l &= \quad (t', u', t'', u'' \ldots. t^*, u^*) \end{aligned}\right\} \ldots. \quad (28)$$

Die vollständige Auflösung unserer Aufgabe ist nunmehr in den Gleichungen (20), (23), (24), (26) und (28) enthalten.

Um aus dem vorliegenden allgemeinen Fall von $\mu + 1$ Brechungen den früher betrachteten von Einer Brechung abzuleiten, hat man $\mu = 0$ zu setzen. Es fällt somit die ganze Reihe der t weg und die Reihe der u zieht sich auf ein einziges Glied u zusammen. Die vier Coefficienten (28) gehen in diese über $g = (\,) = 1$, $h = 0$, $k = (u) = u$, $l = (\,) = 1$, und aus den Ausdrücken (26) entstehen einfachere, welche mit denen in (3) und (4) des zweiten Artikels gleichbedeutend sind.

12.

Aus der Anwendung des in der Gleichung (27) ausgesprochenen Satzes auf die Größen g, h, k, l ergiebt sich, da, wie leicht zu ersehen, die Anzahl der Elemente $u^0, t' \ldots. t^*, u^*$ immer ungerade ist,

$$gl - hk = 1.$$

Es folgt somit aus den Gleichungen (26)

$$\left.\begin{aligned} b^0 &= \quad lb^* - h\beta^* \\ \beta^0 &= -kb^* + g\beta^* \\ c^0 &= \quad lc^* - h\gamma^* \\ \gamma^0 &= -kc^* + g\gamma^* \end{aligned}\right\} \ldots\ldots\ldots \quad (29)$$

Bezeichnen wir nun durch P einen bestimmten Punkt auf der (nöthigenfalls vorwärts verlängerten) geraden Linie, welche der Weg des im ersten Mittel verlaufenden Strahls darstellt, und durch ξ, η, ζ seine Coordinaten, so ergiebt die erste der beiden Gleichungen (20)

Digitized by Google

$$\eta = \frac{\beta^0}{n^0}(\xi - N^0) + b^0$$

oder, wenn man für b^0, β^0 die Werthe aus (29) setzt,

$$\eta = \frac{g\beta^* - kb^*}{n^0}(\xi - N^0) - h\beta^* + lb^*$$

Folglich ist

$$b^* = \frac{n^0\eta + (n^0 h - g(\xi - N^0))\,\beta^*}{n^0 l - k(\xi - N^0)}$$

Durch Substitution dieses Werthes von b^* in die erste der beiden Gleichungen für den Weg des Strahls nach der letzten Brechung (23) erhält man

$$y = \frac{\beta^*}{n^*}(\xi - N^0) + \frac{n^0\eta + (n^0 h - g(\xi - N^0))\,\beta^*}{n^0 l - k(\xi - N^0)}$$

oder

$$y = \frac{\beta^*}{n^*}(\xi - N^0) + \frac{\beta^*}{n^*}\cdot\frac{n^0 h - g(\xi - N^0)}{n^0 l - k(\xi - N^0)}\cdot n^* + \frac{n^0\eta}{n^0 l - k(\xi - N^0)} \quad . \quad (30)$$

Durch eine ganz analoge an die zweiten Gleichungen in (20) und (23) und die Werthe von c^0, γ^0 in (29) geknüpfte Schlußfolge erhält man

$$z = \frac{\gamma^*}{n^*}(\xi - N^0) + \frac{\gamma^*}{n^*}\cdot\frac{n^0 h - g(\xi - N^0)}{n^0 l - k(\xi - N^0)}\cdot n^* + \frac{n^0\zeta}{n^0 l - k(\xi - N^0)} \quad . \quad (31)$$

Nimmt man nun einen zweiten Punkt P^*, dessen Coordinaten ξ^*, η^*, ζ^* folgende Werthe haben:

$$\left.\begin{aligned} \xi^* &= N^* - \frac{n^0 h - g(\xi - N^0)}{n^0 l - k(\xi - N^0)}\cdot n^* \\ \eta^* &= \frac{n^0\eta}{n^0 l - k(\xi - N^0)} \\ \zeta^* &= \frac{n^0\zeta}{n^0 l - k(\xi - N^0)} \end{aligned}\right\} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (32)$$

so kann man den Gleichungen (30) und (31) auch diese Form geben

$$y = \frac{\beta^*}{n^*}(x - \xi') + \eta'$$

$$z = \frac{\gamma^*}{n^*}(x - \xi') + \zeta'$$

Diese Gleichungen drücken analytisch aus, daß der Punkt P^*, dessen Coordinaten ξ^*, η^*, ζ^* die in (32) aufgestellten Werthe haben, auf der geraden Linie (oder ihrer rückwärts gezogenen Verlängerung) liegt, welche der durch die Gleichungen (23) bestimmte Weg des Strahls nach der letzten Brechung darstellt.

Die Werthe (32) der Coordinaten des Punktes P^* sind nun abhängig von den Größen β^0, γ^0, b^0, c^0 und man darf hieraus auf gleiche Art, wie in dem analogen Falle des Artikels 3 schließen, daß alle durch P gehende einfallenden Strahlen nach sämmtlichen Brechungen durch P^* gehen, und daß P als ein Object und P^* als das zugehörige dioptrische Bild betrachtet werden kann. Auch hier, wie in jenem früheren Fall, stellen P und P^* conjugirte Vereinigungspunkte dar, für deren Realität oder Virtualität ähnliche Bedingungen gelten, wie dort. Der Punkt P ist nämlich reell, wenn er im ersten

Digitized by Google

Mittel liegt, d. h. wenn $\xi - N^0$ negativ ist, und der Punkt P^* ist reell, wenn er im letzten Mittel liegt, oder wenn $\xi^* - N^*$ positiv ist. Beide Punkte liegen auch hier mit der Achse der x in Einer Ebene und ihre Entfernungen von derselben stehen im Verhältniß von 1 zu $\frac{n^0}{n^0 l - k(\xi - N^0)}$

Letztere Zahl, sie heiße m, drückt hier die Vergrößerung eines dioptrischen Bildes im Vergleich zu seinem (ausgedehnten) Objecte aus und unterscheidet gleichfalls durch das Vorzeichen die umgekehrte von der natürlichen Lage. Aus dem ersten der drei Ausdrücke (32) ergiebt sich noch

$$m = \frac{1}{l + \frac{k}{n^0}(N^0 - \xi)} = g + \frac{k}{n^*}(\xi^* - N^*) \qquad (33)$$

13.

Die Wege des Strahls vor und nach sämmtlichen Brechungen sind bisher auf die erste und letzte Fläche oder auf die Punkte N^0, N^* bezogen worden. Es ist jedoch für die im Folgenden zu gewinnenden Relationen erforderlich, statt dieser beiden Punkte zwei andere zu wählen, die wir allgemein durch Q, Q^* bezeichnen wollen. Es seien also

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^0}{n^0}(x - Q) + B \\ z &= \frac{\gamma^0}{n^0}(x - Q) + C \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \qquad (34)$$

die Gleichungen für den ersten Weg, und

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^*}{n^*}(x - Q^*) + B^* \\ z &= \frac{\gamma^*}{n^*}(x - Q^*) + C^* \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \qquad (35)$$

die Gleichungen für den letzten Weg des Lichtstrahls. Aus der Verbindung der Gleichungen (34) mit den Gleichungen (20) erhält man

$$B - b^0 = \frac{\beta^0}{n^0}(Q - N^0), \qquad C - c^0 = \frac{\gamma^0}{n^0}(Q - N^0)$$

und durch Verbindung von (35) mit (23)

$$B^* - b^* = \frac{\beta^*}{n^*}(Q^* - N^*), \quad C^* - c^* = \frac{\gamma^*}{n^*}(Q^* - N^*)$$

woraus, wenn man

$$\left.\begin{aligned} \frac{N^0 - Q}{n^0} &= \vartheta \\ \frac{Q^* - N^*}{n^*} &= \vartheta^* \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \qquad (36)$$

setzt, folgt

$$\begin{aligned} B &= b^0 - \vartheta\,\beta^0 \\ C &= c^0 - \vartheta\,\gamma^0 \\ B^* &= b^* + \vartheta^*\beta^* \\ C^* &= c^* + \vartheta^*\gamma^* \end{aligned}$$

Digitized by Google

Hieraus und aus den Gleichungen (26) folgt, daß, wenn man

$$\left.\begin{aligned} G &= g + \vartheta^* k \\ H &= h + \vartheta g + \vartheta^* l + \vartheta\vartheta^* k \\ K &= k \\ L &= l + \vartheta k \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (37)$$

setzt,

$$\left.\begin{aligned} B^* &= GB + H\beta^0 \\ C^* &= GC + H\gamma^0 \\ \beta^* &= KB + L\beta^0 \\ \gamma^* &= KC + L\gamma^0 \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (38)$$

sein wird. Die Coefficienten G, H, K, L, welche nunmehr an die Stelle von g, h, k, l getreten sind, geben auch die Gleichung:

$$GL - HK = 1.$$

In den Gleichungen (34), (35), (36), (37) und (38) ist eine neue Auflösung der allgemeinen Aufgabe des Artikels 9 enthalten, wobei der einfallende Strahl auf den Punkt Q und der ausfahrende auf den Punkt Q^* bezogen wird.

14.

Den im vorigen Artikel eingeführten neuen Punkten Q, Q^* kann nun eine solche Stellung zu dem System brechender Flächen angewiesen werden, daß die Relation des ersten und letzten Strahls eine einfache Gestalt und zugleich eine auffallende Analogie mit der Relation zwischen dem ersten und zweiten Strahl im Falle Einer Brechung annimmt. Die Werthe (38) nämlich, durch welche aus den Gleichungen (34) für den ersten Strahl, bezogen auf den Punkt Q, die Gleichungen (35) für den letzten Strahl, bezogen auf den Punkt Q^*, abgeleitet werden, kann man den Gleichungen (3) und (4) nämlich

$$\begin{aligned} b' &= b \\ c' &= c \\ \beta' &= ub + \beta \\ \gamma' &= uc + \gamma \end{aligned}$$

durch welche (nach Art. 1) aus den Gleichungen (1) des einfallenden Strahls, bezogen auf den Punkt N, die Gleichungen (2) des gebrochenen Strahls, bezogen gleichfalls auf den Punkt N, hergeleitet werden, dadurch ganz conform machen, daß man statt der allgemeinen Werthe (37) jetzt

$$\begin{aligned} G &= 1 \\ H &= 0 \\ K &= k \\ L &= 1 \end{aligned}$$

nimmt, welche Werthe sich für die vier Größen G, H, K, L durch die beiden folgenden Werthe der Größen ϑ und ϑ^* herausstellen

$$\left.\begin{aligned} \vartheta &= \frac{1-l}{k} \\ \vartheta^* &= \frac{1-g}{k} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (39)$$

Digitized by Google

Nennen wir nun die beiden Punkte Q, Q^* für diesen Fall bez. E, E^*, so ergiebt sich aus (36) und (39) für die Lage dieser Punkte gegen die erste und letzte Fläche

$$\left.\begin{aligned} E - N^0 &= -\frac{n^0}{k}(1-l) \\ N^* - E^* &= -\frac{n^*}{k}(1-g) \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots (40)$$

und wir erhalten aus den Gleichungen (34), (35), (38) nunmehr für den ersten Strahl die Gleichungen:

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^0}{n^0}(x-E) + B \\ z &= \frac{\gamma^0}{n^0}(x-E) + C \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots (41)$$

für den letzten Strahl die Gleichungen:

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^*}{n^*}(x-E^*) + B^* \\ z &= \frac{\gamma^*}{n^*}(x-E^*) + C^* \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots (42)$$

und zur Herleitung der letzteren aus den ersteren:

$$\left.\begin{aligned} B^* &= B \\ C^* &= C \\ \beta^* &= kB + \beta^0 \\ \gamma^* &= kC + \gamma^0 \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots (43)$$

wodurch die Gleichungen für den letzten Strahl diese Form annehmen:

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{\beta^0 + kB}{n^*}(x-E^*) + B \\ z &= \frac{\gamma^0 + kC}{n^*}(x-E^*) + C \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots (44)$$

Hierdurch ist die Analogie zwischen der Relation des gebrochenen Strahls zum einfallenden bei Einer Brechung einerseits und der Relation des letzten Strahls zum ersten bei wiederholten Brechungen andererseits hergestellt, wie sich aus der Conformität von (41) mit (1), von (42) mit (2), von (43) mit (3), (4), und von (44) mit (5) ergibt.

An die Stelle des Einen Punktes N in jenem Falle treten für den gegenwärtigen Fall die beiden Punkte E und E^* in der Weise, daß hinsichtlich des einfallenden Strahls der Punkt E, hinsichtlich des ausfahrenden Strahls der Punkt E^* die Bedeutung des Punktes N übernimmt. An die Stelle der Größe $u = -\frac{n'-n}{r}$ jenes Falles tritt hier k, wie aus der Vergleichung von (44) mit (5) hervorgeht. Während also dort der Halbmesser der brechenden Fläche den Werth $-\frac{n'-n}{u}$ hatte, darf man hier den analogen Werth $-\frac{n^*-n^0}{k}$ als Halbmesser einer den sämmtlichen Flächen des dioptrischen Systems gewissermaßen äquivalenten Fläche betrachten. An die

Digitized by Google

Stelle der beiden Brennweiten $-\frac{n}{u}$, $-\frac{n'}{u}$ (Art. 4) treten endlich die Werthe

$$-\frac{n^0}{k}, \quad -\frac{n^*}{k}.$$

Aus dem Bisherigen geht hervor, daß der letzte Strahl gegen den Punkt E^* dieselbe Lage hat, welche der nur einmal gebrochene Strahl gegen E haben würde, wenn sich in E eine brechende Fläche mit dem Halbmesser $-\frac{n^*-n^0}{k}$ befände, durch welche der Lichtstrahl aus dem ersten Mittel unmittelbar in das letzte Mittel überginge. Dies gilt für den hier vorzugsweise zu berücksichtigenden Fall, wo das erste und das letzte Mittel ungleich sind. Sind sie hingegen gleich, und ist somit $n^* = n^0$, wie beim Durchgang der Strahlen durch ein oder mehrere Linsengläser, so hat der letzte Weg des Strahls gegen E^* dieselbe Lage, welche er gegen E vermöge der Brechung durch eine in E befindliche unendlich dünne Linse von der Brennweite $-\frac{n^0}{k}$ haben würde. Es ist also verstattet, statt des Ueberganges aus dem ersten in das letzte Mittel vermöge mehrerer Brechungen den Uebergang entweder durch eine einzige Brechung oder durch eine einzige unendlich dünne Linse zu substituiren, je nachdem das erste und das letzte Mittel ungleich oder gleich sind, indem man im ersten Fall der brechenden Fläche den Halbmesser $-\frac{u^*-n^0}{k}$, im zweiten der Linse die Brennweite $-\frac{n^0}{k}$ giebt, die brechende Fläche oder die Linse im Punkt E annimmt und in beiden Fällen die für den ausfahrenden Strahl sich ergebende Linie parallel der optischen Achse so viel verschiebt, als die Entfernung des Punktes E^* vom Punkte E beträgt.

Die Punkte E und E^* heißen (nach Gauß' Vorschlag) die Hauptpunkte des Systems brechender Mittel, und zwar E der erste, E^* der zweite Hauptpunkt, so wie die durch sie senkrecht zur Achse gelegten Ebenen die Hauptebenen.

15.

Den Punkten Q, Q^* des 13. Art. ist durch die im vorigen Art. durchgeführte Analogie mit dem Falle einer einmaligen Brechung in E und E^* eine solche Lage angewiesen worden, daß sie an die Stelle des in jenem Falle auftretenden Scheitelpunktes N traten und sich gleichsam in dessen Amt theilten. Wir werden jetzt den Punkten Q, Q^* auch solche Plätze geben können, daß sie den für jenen früheren Fall im Art. 4 definirten Brennpunkten entsprechen. Fordern wir nämlich, daß allen durch Q gehenden einfallenden Strahlen ausfahrende entsprechen, die der Achse parallel sind, und daß allen der Achse parallelen einfallenden Strahlen ausfahrende entsprechen, die durch Q^* gehen, so müssen in den vier Gleichungen (38), durch welche aus den Gleichungen (34) des einfallenden Strahls die des ausfahrenden (35) hergeleitet werden, die mit G und L behafteten Glieder wegfallen, wodurch die Ausdrücke (37) in folgende übergehen:

$$G = 0$$

$$H = -\frac{1}{k}$$

Digitized by Google

$$K = k$$
$$L = 0$$

und für die Größen ϑ, ϑ^* diese Werthe hervorgehen:

$$\left.\begin{aligned} \vartheta &= -\frac{l}{k} \\ \vartheta^* &= -\frac{q}{k} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (45)$$

Nennen wir nun die beiden Punkte Q, Q^* für diesen Fall bez. F, F^*, so ergiebt sich aus (36) und (45) für die Lage dieser Punkte gegen die erste und letzte Fläche

$$\left.\begin{aligned} N^0 - F &= -l \cdot \frac{n^0}{k} \\ F^* - N^* &= -g \cdot \frac{n^*}{k} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (46)$$

so wie für ihre Lage gegen die beiden Hauptpunkte aus (40) und (46)

$$\left.\begin{aligned} E - F &= -\frac{n^0}{k} \\ F^* - E^* &= -\frac{n^*}{k} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (47)$$

und wir erhalten aus den Gleichungen (34), (35), (38) jetzt für den ersten Strahl die Gleichungen (wo wir zur Unterscheidung von der Form in (41) die constanten Theile mit Accenten bezeichnen)

$$\left.\begin{aligned} \gamma &= \frac{\beta^0}{n^0}(x - F) + B' \\ z &= \frac{\gamma^0}{n^0}(x - F) + C' \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (48)$$

für den letzten Strahl die Gleichungen

$$\left.\begin{aligned} \gamma &= \frac{\beta^*}{n^*}(x - F^*) + B^* \\ z &= \frac{\gamma^*}{n^*}(x - F^*) + C^* \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (49)$$

und zur Herleitung der letzteren aus den ersteren

$$\left.\begin{aligned} B^* &= -\frac{\beta^0}{k} \\ C^* &= -\frac{\gamma^0}{k} \\ \beta^* &= kB' \\ \gamma^* &= kC' \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (50)$$

wodurch die Gleichungen für den letzten Strahl diese Form annehmen

$$\left.\begin{aligned} y &= \frac{kB'}{n^*}(x - F^*) - \frac{\beta^0}{k} \\ z &= \frac{kC'}{n^*}(x - F^*) - \frac{\gamma^0}{k} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (51)$$

Die Punkte F und F^* nennen wir die Brennpunkte des Systems,

F den ersten, F^* den zweiten, und die durch die senkrecht zur Achse gelegten Ebenen Focal- oder Brennpunktsebenen.

Die Gleichungen (48) und (51) zeigen, daß diese Brennpunkte und ihre Ebenen ganz die analogen Eigenschaften besitzen, wie die im Art. 4 erörterten der Brennpunkte und Focalebenen eines unirefractorischen Systems, daß nämlich homocentrischen einfallenden Strahlen, die sich in irgend einem Punkte der ersten Focalebene kreuzen, ausfahrende unter einander parallele Strahlen entsprechen, und daß paralleles homocentrisches einfallendes Licht vermöge sämmtlicher Brechungen in homocentrisches Licht übergeht, dessen Centrum in der zweiten Focalebene liegt.

Die beiden Größen (47) nennen wir die Brennweiten des Systems und zwar die Entfernung $E-F$ des ersten Brennpunktes von dem ersten Hauptpunkt die erste, die Entfernung F^*-E^* des zweiten Brennpunkts vom zweiten Hauptpunkt die zweite Brennweite. Bezeichnen wir erstere durch f, letztere durch f^*, so ist

$$\left.\begin{aligned} f &= -\frac{n^0}{k} \\ f^* &= -\frac{n^*}{k} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (52)$$

Diese Größen haben, da die Brechungsindices n^0, n^* hier [1]) immer als positive Größen gelten, das entgegengesetzte Zeichen von k, und somit stets gleiches Zeichen. Sind sie positiv, d. h. ist k negativ, so nennen wir auch hier, wie früher (Art. 4), das System collectiv, sind sie negativ, also k positiv, so heißt das System dispansiv. Im ersten Fall entspricht dem ersten Hauptpunkt eine (algebraisch) größere Ordinate x als dem ersten Brennpunkt, und dem zweiten Hauptpunkt eine kleinere Ordinate x als dem zweiten Brennpunkt. Das Gegentheil findet im zweiten Falle statt.

Es mag hierbei bemerkt werden, daß diese Unterscheidung von dem Zeichen der Größe E^*-E unberührt bleibt, d. h. im collectiven, wie im dispansiven System kann diese Größe positiv oder negativ oder auch Null sein, das letztere z. B. wenn sämmtliche brechende Flächen concentrisch sind. Aus (40) und (52) ergiebt sich für diese Größe, wenn wir sie durch ε und N^*-N^0 durch δ bezeichnen, der allgemeine Ausdruck

$$\varepsilon = \delta - f(1-l) - f'(1-g) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (53)$$

Für das Verhältniß der Brennweiten erhalten wir, ganz dem früheren einfachen Falle (Art. 4) analog,

$$\frac{f^*}{f} = \frac{n^*}{n^0}$$

wobei hervorgehoben zu werden verdient, daß dies Verhältniß nicht nur, wie in jenem Falle, unabhängig ist von der Krümmung der Flächen, sondern auch von Brechungsinder und Dicke aller Zwischenmittel des Systems.

---

[1]) Zwar lassen sich die gegenwärtigen Betrachtungen leicht auch auf den Fall ausdehnen, wo an einer oder beliebig vielen der gegebenen sphärischen Flächen Reflexionen anstatt der Refractionen stattfinden, wenn man dem betreffenden Brechungsinder den Werth -1 beilegt. Wiewohl nun bei manchen Fragen, z. B. über die Meßbarkeit der Krümmung der brechenden Flächen am lebenden Auge, über den Sanson'schen Versuch, über gewisse entoptische Erscheinungen u. s. w. dieser Fall eine weitere Discussion veranlaßt, so fällt derselbe doch ganz außerhalb der Gränzen der vorliegenden rein dioptrischen Untersuchung.

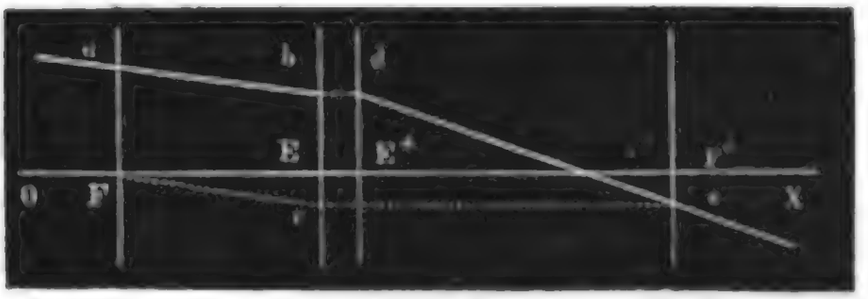
Digitized by Google

16.

Die vier Ebenen der Haupt- und der Brennpunkte gewähren nun eine einfache Construction für den im letzten Medium verlaufenden Strahl.

Es sei in Fig. 91 OX die optische Achse, E der erste, E^* der zweite

Fig. 91.



Hauptpunkt, F der erste, F^* der zweite Brennpunkt, die durch diese Punkte senkrecht zur Achse gezogenen geraden Linien bezeichnen die zugehörigen Ebenen. Ein gegebener Strahl treffe die erste Brennpunktsebene im Punkte a, die erste Hauptebene in b (es ist nicht nothwendig, daß a und b mit der Achse in einerlei Ebene liegen). Man ziehe durch den ersten Brennpunkt F eine Parallele, sie treffe die erste Hauptebene in c, eine Parallele mit der Achse durch b treffe die zweite Hauptebene in d, eine Parallele mit der Achse durch c treffe die zweite Focalebene in e. Dann ist die Verbindungslinie zwischen d und e der Weg des im letzten Mittel verlaufenden Strahls.

Die Coordinaten x, y, z der hier vorkommenden Punkte sind nämlich, wie die Gleichungen (41), (44), (48) und (51) ergeben, folgende:

für a	F,	B',	C'
b	E,	B,	C
F	F,	o,	o
c	E,	$B-B'$,	$C-C'$
d	E^*,	B,	C
e	F^*,	$B-B'$,	$C-C'$

Daß nun der ausfahrende Strahl durch die Punkte d und e geht, ergiebt sich für d unmittelbar aus (44), für e aber aus folgender Ueberlegung. Aus den Gleichungen (41) und (48) folgt

$$B-B' = \frac{\beta^0}{n^0}(E-F)$$

$$C-C' = \frac{\gamma^0}{n^0}(E-F)$$

und da nach (47)

$$\frac{E-F}{n^0} = -\frac{1}{k}$$

so hat man auch

Digitized by Google

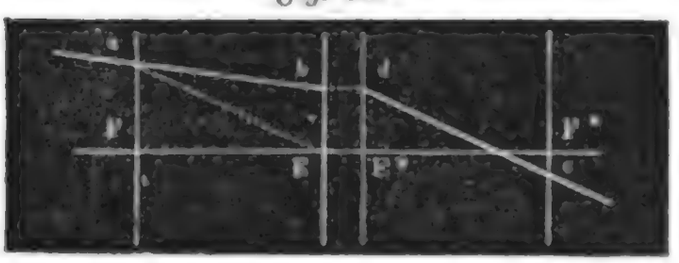
$$B - B' = -\frac{\beta^0}{k}$$

$$C - C' = -\frac{\gamma^0}{k}$$

Dieſe aus den Gleichungen des einfallenden Strahls hergeleiteten Relationen folgen gleichfalls aus den Gleichungen (51) des ausfahrenden Strahls, wenn man die für den Punkt e aus der Conſtruction hervorgegangenen Werthe ſeiner Coordinaten ſubſtituirt, wodurch ſich dieſer Punkt als dem ausfahrenden Strahl zugehörig herausſtellt.

In dem beſonderen durch Fig. 92 erläuterten Falle, wie bei einer oder mehreren Linſen, wo das erſte und letzte Mittel gleich ſind, alſo $n^* = n^0$ und $F^* - E^* = E - F$ oder $f^* = f$ iſt, wird die Conſtruction noch einfacher, weil der Punkt c überflüſſig wird und es ausreicht, a, b, d wie vorher zu beſtimmen und dann de mit aE parallel zu ziehen.

Fig. 92.



Die für unſeren allgemeinen Fall angegebene Conſtruction lehrt, daß, wenn die Richtung des einfallenden Strahls durch E geht, die Richtung des ausfahrenden Strahls durch E^* gehen müſſe, da alsdann b mit E und d mit E^* zuſammenfällt. Im beſonderen Falle, wo $n^* = n^0$, ſind dann beide Strahlen auch einander parallel.

Die in Fig. 91 und 92 dargeſtellten Fälle beziehen ſich zunächſt auf collective Syſteme, in welchen die Größe ε poſitiv iſt. Die Ausführung der Conſtruction für andere Fälle, wo die Anordnung der vier Punkte F, E, E^*, F^* auf der Achſe eine andere wäre, iſt indeß nach der gegebenen allgemeinen Vorſchrift ſo leicht, daß es überflüſſig ſein würde, bei einzelnen noch zu verweilen oder ſie durch beſondere Figuren zu erläutern.

17.

In den für den Platz des Vereinigungspunktes P^* (Art. 12) gegebenen Coordinaten (32) können leicht anſtatt der Punkte N^0, N^* andere geſetzt werden, wenn man nur zugleich ſtatt der vier Conſtanten g, h, k, l die entſprechenden G, H, K, L (Art. 13) ſubſtituirt. Wählen wir hiezu die Hauptpunkte, ſo erhalten wir

$$\left.\begin{aligned} \xi^* &= E^* - \frac{n^*(E-\xi)}{n^0 + k(E-\xi)} \\ \eta^* &= \frac{n^0\eta}{n^0 + k(E-\xi)} \\ \zeta^* &= \frac{n^0\zeta}{n^0 + k(E-\xi)} \end{aligned}\right\} \quad \ldots \quad (54)$$

Digitized by Google

Die Entfernungen der conjugirten Vereinigungspunkte von den ihnen entsprechenden Ebenen der Hauptpunkte (die des Objectpunktes von der ersten und des Bildpunktes von der zweiten Hauptebene) nennen wir conjugirte Vereinigungsweiten und bezeichnen sie durch p und p^* so, daß analog mit (11)

$$\left.\begin{aligned} p &= E - \xi \\ p^* &= \xi^* - E^* \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (55)$$

Die aus dem ersten der Ausdrücke (54) sich ergebende Relation

$$\frac{n^0}{E-\xi} + \frac{n^*}{\xi^* - E^*} = -k$$

kann nun unter Berücksichtigung von (52) und (55) auch so dargestellt werden:

$$\frac{n^0}{p} + \frac{n^*}{p^*} = \frac{n^0}{f} = \frac{n^*}{f^*}$$

woraus die Analogie mit (14) in die Augen springt. Für den mehrerwähnten besonderen Fall, wo $n^* = n^0$, geht diese Relation in die bekannte

$$\frac{1}{p} + \frac{1}{p^*} = \frac{1}{f}$$

über, welche, wie aus dem gegenwärtigen Zusammenhange erhellt, nicht bloß für eine einzelne Linse unter strenger Berücksichtigung ihrer Dicke, sondern auch für jedes System von Linsen mit gemeinschaftlicher Achse gilt, wenn die durch p, p^* bezeichneten Vereinigungsweiten von den Hauptpunkten der Linse oder des Linsensystems aus gezählt und unter der Brennweite f die Entfernung jedes Brennpunktes von dem zugehörigen Hauptpunkt verstanden wird.

Der in Art. 12 gegebene allgemeine Ausdruck (33) für die Vergrößerungszahl nimmt jetzt vermöge der beiden letzten Ausdrücke in (54), analog mit (18), folgende verschiedene Formen an:

$$\left.\begin{aligned} m = \frac{n^0}{n^0 + kp} &= \frac{1}{1 + \frac{k}{n^0}p} = \frac{1}{1 - \frac{p}{f}} = \frac{f}{f-p} \\ = \frac{n^* + kp^*}{n^*} &= 1 + \frac{k}{n^*}p^* = 1 - \frac{p^*}{f^*} = \frac{f^* - p^*}{f^*} \end{aligned}\right\} \quad \ldots \quad (57)$$

Wählen wir zu jenen an die Stelle von N^0, N^* zu setzenden Punkten die Brennpunkte, so erhalten wir aus (32)

$$\left.\begin{aligned} \xi^* &= F^* + \frac{n^0 n^*}{k\,k(F-\xi)} \\ \eta^* &= \frac{n^0 \eta}{k(F-\xi)} \\ \zeta^* &= \frac{n^0 \zeta}{k(F-\xi)} \end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots \quad (58)$$

Setzen wir $F - \xi = \mathfrak{x}$, $\xi^* - F^* = \mathfrak{y}$, so wird, wie aus (47), (52) und (55) erhellt, $\mathfrak{x} = p - f$, $\mathfrak{y} = p^* - f^*$ und die erste der drei Relationen in (58) läßt sich analog mit (16) so darstellen:

Digitized by Google

$$\mathfrak{x}\,\mathfrak{y} = ff^* \quad \ldots\ldots\ldots \quad (59)$$

oder analog mit (17) so:

$$(p-f)\,(p^*-f^*) = ff^* \quad \ldots\ldots\ldots \quad (60)$$

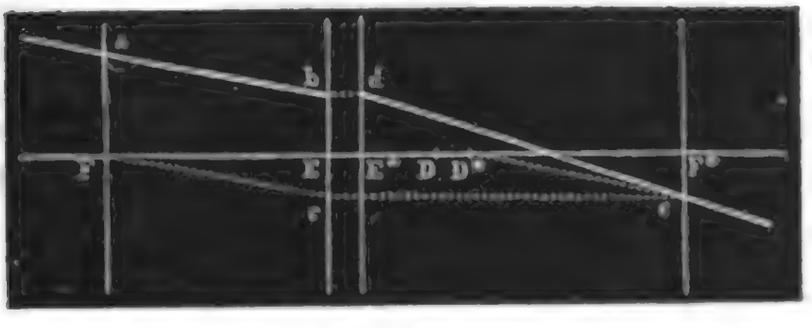
Die Anwendbarkeit der im Art. 5 entwickelten Construction so wie der graphischen Darstellung des Zusammenhangs zwischen den beiden conjugirten Vereinigungsweiten auf den gegenwärtigen Fall leuchtet von selbst ein und bedarf hier keiner weiteren Ausführung.

Ohne Ableitung der Gleichungen (58) von (32) würde sich die Relation (60) auch aus den beiden für die Zahl m in (57) aufgeführten Werthen $\frac{f}{f-p}$ und $\frac{f^*-p^*}{f^*}$ ergeben haben.

18.

So wie nach den Erörterungen des Art. 14 an die Stelle des Scheitelpunktes Einer brechenden Fläche für den Fall beliebig vieler Brechungen die beiden Hauptpunkte treten, so geht gleicherweise der Krümmungsmittelpunkt der Einen brechenden Fläche für den Fall vieler Brechungen in zwei Punkte über, welchen wir die Benennung »Knotenpunkte« beilegen [1]), eine Bezeichnung, wie sie der Analogie wegen im Art. 6 bereits auch jenem Krümmungsmittelpunkt gegeben worden ist. Zwei Punkte, nämlich D und D^* (Fig. 93) auf der optischen Achse so liegend, daß von den Hauptpunkten ab nach der Seite der größeren Brennweite hin die Entfernungen $D-E = D^*-E^* = -\frac{n^*-n^0}{k}$ sind,

Fig. 93.



einer Größe, welche (vgl. Art. 14) als Halbmesser der für sämmtliche brechende Flächen substituirbaren Einen Fläche zu betrachten ist, können bei der im 18. Art. erörterten Construction auf analoge Weise verwendet werden, wie der Knoten- oder Kreuzungspunkt in den an den Figuren 87—90 dargelegten Constructionen für den Fall einer einmaligen Brechung. Statt der Linien Fc, ce, durch welche der auf der zweiten Brennpunktsebene liegende Punkt e des ausfahrenden Strahls gefunden wurde, reicht es hin, durch den zweiten Knotenpunkt D^* eine Parallele zum einfallenden Strahl ab zu ziehen, welche die zweite Focalebene in dem fraglichen Punkt e treffen wird, da die Entfernung

$$D^*-E^* = -\frac{n^*-n^0}{k} = f^*-f, \quad \text{also} \quad F^*-D^* = f = E-F$$

---

[1]) Diese Benennung, die ich in dem »Beitrag zur physiologischen Optik« S. 10 vorgeschlagen habe, hat seitdem in mehreren Schriften Eingang gefunden, so daß es überflüssig wäre, nochmals vor einer Verwechslung zu warnen, auf die ich bereits a. a. O. aufmerksam gemacht habe.

Digitized by Google

und somit cFD^*e ein Parallelogramm ist, dessen Winkelpunkt e auf der zweiten Focalebene liegt.

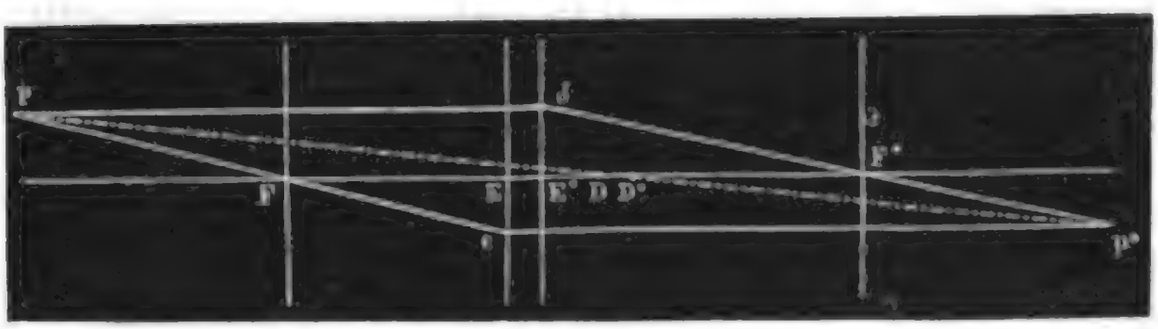
Es leuchtet ein, daß ein einfallender Strahl, der (selbst oder dessen Verlängerung) durch den ersten Knotenpunkt D geht, nach sämmtlichen Brechungen (nöthigenfalls verlängert) durch den zweiten Knotenpunkt D^* gehen, seiner Richtung nach aber unverändert bleiben wird. Ein solcher Strahl stellt im Falle vieler Brechungen das Analogon zu demjenigen Strahle in einem unirefractorischen System dar, welcher, durch den Knoten- oder Kreuzungspunkt des Systems gehend, ganz ungebrochen in gerader Linie verläuft. Er zeigt sich nach dem Durchgang durch sämmtliche brechende Flächen insofern ungebrochen, als seine Wege im ersten und letzten Medium einerlei Richtung haben, d. h. parallel sind, und der letzte Weg gegen den ersten nur längs der Achse um die Strecke vom ersten bis zum zweiten Knotenpunkte verschoben erscheint. Was im Falle Einer Brechung Richtungslinie genannt wurde, zerfällt im gegenwärtigen Fall in zwei parallele Linien, von denen je eine durch einen der beiden Knotenpunkte geht, und die wir beziehungsweise erste und zweite Richtungs- oder Directionslinie nennen.

Für den mehrfach beiläufig erwähnten Fall, wo das erste und letzte Mittel gleich sind, wie bei einer oder mehreren Linsen, verdient bemerkt zu werden, daß die Knotenpunkte mit den Hauptpunkten zusammenfallen, weil die Entfernung jedes Knotenpunktes von dem zugehörigen Hauptpunkte mit der Differenz beider Brennweiten zugleich verschwindet. Je zwei zusammengehörige Richtungslinien gehen also hier durch die Hauptpunkte und kommen gewissermaßen mit dem überein, was man unter der sonst üblichen, aber ungenauen Voraussetzung eines sogenannten optischen Mittelpunktes in einer Linse oder einem Systeme von Linsen Hauptstrahl, auch wohl Nebenachse, zu nennen pflegt.

19.

Soll nun zu einem gegebenen Objectpunkte P (Fig. 94) der zugehörige

Fig. 94.



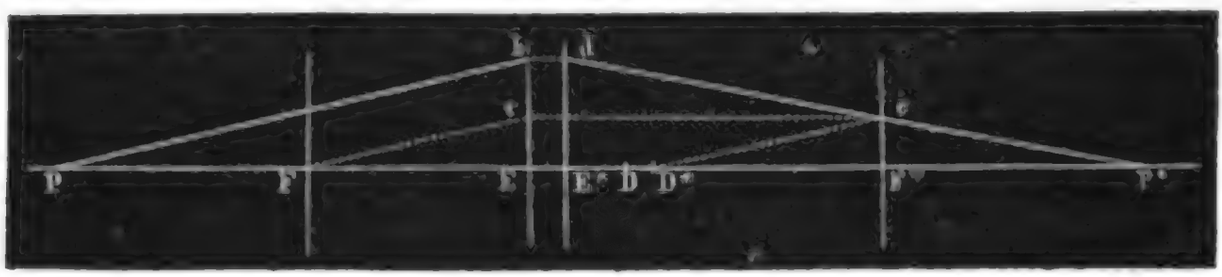
Bildpunkt gefunden werden, so verfährt man (ganz analog der im Art. 7 an Fig. 89 erörterten Construction) auf folgende Weise. Man ziehe durch P die erste Richtungslinie PD, ihr parallel die zweite D^*Q, ferner von P aus durch den ersten Brennpunkt F eine gerade Linie, welche die erste Hauptebene in c trifft, und von c eine gerade Linie parallel zur Achse, deren Durchschnitts-

Digitized by Google

punkt P^* mit der zweiten Richtungslinie der gesuchte Bildpunkt ist. Zu demselben Punkte P^* gelangt man durch die Linien Pd und dF^*, erstere von P aus parallel zur Achse bis zur zweiten Hauptebene nach d, letztere von d durch den zweiten Brennpunkt gezogen und bis zum Durchschnitt mit der zweiten Richtungslinie verlängert. Es ist klar, daß conjugirte Vereinigungspunkte immer auf zusammengehörigen Richtungslinien liegen und zwar der Objectpunkt auf der ersten, der Bildpunkt auf der zweiten.

Läge der gegebene Objectpunkt auf der Achse, so würde wegen Coincidenz der beiden Richtungslinien, so wie der Linien Pc, Pd, cP^*, dP^* mit der Achse das vorstehende Verfahren unzulänglich sein. In diesem besonderen Falle, wo der in der Achse verlaufende Strahl völlig ungebrochen durch sämmtliche Medien des Systems geht, ziehe man (Fig. 95) von dem gege-

Fig. 95.



benen Objectpunkt P aus einen beliebigen gegen die Achse geneigten Strahl Pb bis zur ersten Hauptebene und bestimme nach der Art. 16 gegebenen Vorschrift den zugehörigen ausfahrenden Strahl, so wird dessen Durchschnittspunkt mit der Achse der gesuchte Bildpunkt sein. Man hat nach dem an der 91. Fig. erörterten Verfahren Fc dem Strahl Pb parallel, bd und ce der Achse parallel und endlich den ausfahrenden Strahl de zu ziehen, dessen auf der Achse liegender Punkt P^* der gesuchte Bildpunkt ist. Kürzer findet man den Punkt e der zweiten Brennpunktsebene, wenn man statt der beiden Linien Fc, ce vom zweiten Knotenpunkt D^* aus parallel zum einfallenden Strahl Pb die Linie D^*e zieht.

Es springt von selbst in die Augen, wie der analoge Fall für das unirefractorische System, bei dessen Besprechung in Art. 7 derselbe nicht besonders hervorgehoben worden, zu behandeln sein wird, da sich das Verfahren von dem eben angeführten in nichts als durch die Coincidenz der Punkte b und d unterscheidet, und statt D^* der in den Figuren 86—90 mit M bezeichnete Kreuzungs- oder Knotenpunkt zu nehmen ist.

20.

Das bisher Erörterte enthält die Begründung der in der oben erwähnten Schrift »Beitrag zur physiologischen Optik« S. 7—14 mitgetheilten Constructionen [1]) zum Behuf der dioptrischen das Auge betreffenden Fundamentalfrage. Die Anwendung der im vor. Art. gegebenen allgemeinen Vorschriften auf verschiedene besondere Fälle, z. B. wo Object- und Bildpunkt — einer oder beide — virtuell sind, deren einige a. a. O. hervorzuheben waren, kann

[1]) Sie finden sich im Wesentlichen bereits im Artikel »Sehen« von Volkmann (Bd. III. S. 282—285 dieses Wörterbuchs) wiedergegeben und durch Figuren erläutert.

Digitized by Google

nunmehr keiner Schwierigkeit unterliegen, und bedarf sonach hier eben so wenig einer weiteren Ausführung, wie die Modificationen, unter welchen sich diese Vorschriften unter Voraussetzung einer anderen Anordnung der sechs Cardinalpunkte darstellen würden. Das Auge ist wesentlich ein dem ersten Falle Fig. 84 analoges dreimal brechendes collectives System, in welchem die beiden Hauptpunkte dem ersten Brennpunkte, die beiden Knotenpunkte dem zweiten Brennpunkte näher liegen, in welchem ferner die Distanz zwischen beiden Hauptpunkten oder zwischen beiden Knotenpunkten wesentlich kleiner ist, als die Entfernung jedes der beiden Knotenpunkte von dem gleichnamigen Hauptpunkte, in welchem endlich dem ersten Brennpunkt der erste Hauptpunkt näher liegt als der zweite, so wie der erste Knotenpunkt näher als der zweite, kurz, in welchem die Aufeinanderfolge der sechs Punkte dieselbe ist, wie in Fig. 93—95, nämlich F, E, E^*, D, D^*, F^*. Es bleibt nur noch übrig die Abstände dieser Cardinalpunkte unter einander, sowie ihre Plätze im Auge numerisch zu bestimmen.

Das schematische Auge.

21.

Insofern wir das Auge als ein dioptrisches System von drei brechenden Flächen und (einschließlich des umgebenden Mediums, der atmosphärischen Luft) von vier durchsichtigen Mitteln zu betrachten haben, kommen 2 Abstände zwischen den Scheiteln der drei Trennungsflächen, 3 Krümmungshalbmesser dieser Flächen und 4 Brechungsindices der vier durchsichtigen Medien in Betracht. Wir bezeichnen dem Bisherigen gemäß diese Constanten durch

$$N' - N^0 \,,\; N^* - N'$$
$$n^0 \,,\; n' \,,\; n'' \,,\; n^*$$
$$r^0 \,,\; r' \,,\; r^*$$

Als erste Fläche nehmen wir die Vorderfläche der Hornhaut, als zweite die Vorderfläche der Linse (einschließlich ihrer Kapsel), als dritte die Hinterfläche der Linse. Als erstes Mittel betrachten wir die Luft, als zweites die wässerige Feuchtigkeit einschließlich der Hornhautsubstanz, als drittes die Linse sammt ihrer Kapsel, als viertes die Glasfeuchtigkeit.

Die zahlreichen von Anatomen und Physikern am Auge vorgenommenen Messungen der erwähnten Constanten zeigen so große und regellose individuelle Unterschiede, daß es zum Behuf einer ersten Approximation in der hier vorzunehmenden Berechnung als genügend erscheint, statt mittlerer numerischer Werthe, für deren Feststellung wir uns ohnehin vergeblich nach einem mathematischen Princip umsehen würden, und denen jede neu hinzukommende Messung nicht unerhebliche Aenderungen anzudrohen im Stande wäre, solche zu wählen, die sich bei zweckmäßiger Wahl der Einheiten in möglichst einfachen und abgerundeten Zahlen darstellen und dadurch die Elemente für ein sogenanntes schematisches Auge abgeben. Die Unterschiede der zu wählenden Werthe von den mittleren Zahlen, welche man verschiedentlich aus einer geringeren oder größeren Anzahl vorhandener Messungen abgeleitet hat, liegen jedenfalls entschieden innerhalb der Gränzen derjenigen Schwankungen, welche die auf die einzelnen Bestimmungsstücke bezüglichen Beobach-

Digitized by Google

tungswerthe darbieten und sind etwa von derselben Kleinheitsordnung, wie die Abweichungen unserer gemachten Voraussetzungen hinsichtlich der Gestalt der brechenden Flächen und der Homogeneität der zu Einem Medium vereinigten anatomischen Bestandtheile von den wirklichen Verhältnissen der Natur. Ueberdies bleiben, wie bereits früher erwähnt, die Veränderungen in Folge der Accommodation, welche zur Zeit noch nicht vollständig bekannt sind, und in jedem individuellen Auge möglicherweise, wenigstens zum Theil, beträchtlicher sein mögen als die in Rede stehenden Abweichungen, hier noch eben sowohl außer Acht, wie die sphärische (morphotische) und die chromatische Aberration, und das schematische Auge soll in dieser Rücksicht zunächst einem normalen auf weit entfernte Objecte eingerichteten Auge entsprechen.

Die für diese erste Approximation zu wählenden Constanten und das darauf zu gründende dioptrische Schema sind bestimmt, einen festen Ausgangs- und Haltpunkt für die weiteren physiologisch-optischen Discussionen zu gewähren, welche zur Zeit noch nicht in gleichem Grade ihrer Erledigung entgegengereift sind, wie die hier behandelte Hauptfrage der Dioptrik des Sehorgans.

Aus dem Gesagten ergibt sich der Gesichtspunkt, von welchem aus die numerischen Constanten unseres schematischen Auges zu betrachten und ihre Werthe mit den Ergebnissen vorhandener Messungen zu vergleichen sind. Nur hinsichtlich einer dieser Constanten mag noch eine besondere Bemerkung vorausgeschickt werden. Wenn wir die geringe Differenz in den Brechungsverhältnissen der wässerigen und der Glasfeuchtigkeit, welche sowohl Chossat's als Brewster's Messungen ergeben, als unbedeutend bei Seite setzen, weil sie geringer ist, als die beiden Medien zukommenden dispersiven Unterschiede, so bedarf dies nunmehr keiner besondern Rechtfertigung; den Brechungsinder der Linse aber betreffend muß bevorwortet werden, daß wenn wir dieser Substanz als einer homogenen, was sie bekanntlich nicht ist, einen einzigen Inder beilegen, dieser nicht etwa, wie man so oft irrigerweise gethan, einen mittleren Werth aus den an den äußeren, mittleren und Kernschichten gewonnenen Bestimmungen erhalten darf, sondern einen Werth, der den des Kerntheils übersteigt.

Die von außen nach innen an Brechkraft zunehmenden Schichten der Linse ertheilen nämlich dem sie durchlaufenden Strahl im Allgemeinen, wie die Atmosphäre dem Strahl eines Gestirns, eine krummlinige Trajectorie, deren Sehne zwischen den Endpunkten beiderseits mit den in die Linse verlängerten Wegen des Strahls vor und hinter der Linse größere Winkel bildet, als die in ihren Endpunkten an die Curve gelegten Tangenten [1]). Durch die Annahme eines statt der ungleichstark brechenden Linse zu substituirenden homogenen Mediums wird aber diese Trajectorie durch ihre Sehne ersetzt und dadurch die in ihrem Verlauf bewirkte allmälige Richtungsänderung lediglich an ihre beiden Endpunkte, d. i. an die beiden Gränzflächen der Linse verlegt, woraus die Nothwendigkeit der Erhöhung des Brechungsinder

[1]) Die Modification, welche hierin der von Chossat bemerkte Umstand herbeiführt, daß die Kapselsubstanz einen höhern Inder besitze als die äußerste Schicht der Linse selbst, bleibt hier wegen der sehr geringen und gleichförmigen Dicke der Kapselmembran unberücksichtigt. Daß übrigens bei frischen Thieraugen das Gegentheil gefunden worden, macht es wahrscheinlich, daß auch im lebenden Menschenauge eine solche minder stark brechende Zwischenschicht im System des Krystallkörpers nicht existire, sondern erst, wovon schon Young spricht, nach dem Tode durch Imbibition von Wasser entsteht.

Digitized by Google

auch ohne detaillirte Unterſuchung einleuchtet. Es muß ferner auf die von Volkmann[1]) angeführte Senff'ſche Beobachtung an der Linſe eines Ochſenauges hingewieſen werden, wo ſich der äquivalente Totalinder = 1,539 fand, während Gränzſchicht und Kerntheil die Werthe 1,374 und 1,453 ergaben.

Die Meſſungen der Brechungsverhältniſſe verſchiedener Beſtandtheile der Linſe im Menſchenauge können demnach vor der Hand nur dazu dienen, in dem Maximum der ermittelten Werthe eine untere Gränze für den fraglichen Totalinder kennen zu lernen, für deſſen Feſtſtellung alsdann nur indirecte Wege offen ſtehen, ſo lange nicht zahlreiche Beſtimmungen der Brennweite an die Stelle der Indexmeſſungen getreten ſind.

22.

Die unſerer Berechnung zu Grunde zu legenden Werthe ſind nun folgende, wobei das Millimeter als Lineareinheit gewählt iſt:

$$n^0 = 1 \qquad r^0 = +8$$

$$n' = \frac{103}{77} \qquad N'-N^0 = 4 \qquad r' = +10$$

$$n'' = \frac{16}{11} \qquad N^*-N' = 4 \qquad r^* = -6$$

$$n^* = \frac{103}{77}$$

Nach Art. 9 ſind hieraus zunächſt die Werthe für die fünf Größen u^0, l^0, u', l^*, u^* abzuleiten.

Man hat

$$n'-n^0 = +\frac{26}{77}$$

$$n''-n' = +\frac{9}{77}$$

$$n^*-n'' = -\frac{9}{77}$$

und ſomit nach (24)

$$u^0 = -\frac{n'-n^0}{r^0} = -\frac{26}{77}\cdot\frac{1}{8} = -\frac{13}{308} = -0{,}0422078$$

$$u' = -\frac{n''-n'}{r'} = -\frac{9}{77}\cdot\frac{1}{10} = -\frac{9}{770} = -0{,}0116883$$

$$u^* = -\frac{n^*-n''}{r^*} = -\frac{9}{77}\cdot\frac{1}{6} = -\frac{3}{154} = -0{,}0194805$$

$$l' = \frac{N'-N^0}{n'} = +\frac{4.77}{103} = +\frac{308}{103} = +2{,}9902913$$

$$l^* = \frac{N^*-N'}{n''} = +\frac{4.11}{16} = +\frac{11}{4} = +2{,}7500000$$

[1]) Im Art. »Sehen« dieſes Wörterbuchs, Bd. III. S. 290.

Digitized by Google

Aus diesen Größen, deren Werthe wir hier nebst ihren Logarithmen noch einmal in der Ordnung u^0, t', u', t^*, u^*, hersetzen [1]),

$u^0 = -0{,}0422078$	$\log u^0 = \bar{8}{,}6253927_n$
$t' = +2{,}9902913$	$\log t' = 0{,}4757135$
$u' = -0{,}0116883$	$\log u' = \bar{8}{,}0677518_n$
$t^* = +2{,}7500000$	$\log t^* = 0{,}4393327$
$u^* = -0{,}0194805$	$\log u^* = \bar{8}{,}2896006_n$

sind nun nach (28) die vier Größen g, h, k, l für unser schematisches Auge zu berechnen.

Aus (28) und den Entwickelungen des Art. 11 haben wir

$$g = (u^0, t', u', t^*) = u^0 t' u' t^* + u' t^* + u^0 t^* + u^0 t' + 1$$
$$h = (t', u', t^*) = t' u' t^* + t^* + t'$$
$$k = (u^0, t', u', t^*, u^*) = u^0 t' u' t^* u^* + u' t^* u^* + u^0 t^* u^* + u^0 t' u^* + u^0 t' u' + u^* + u' + u^0$$
$$l = (t', u', t^*, u^*) = t' u' t^* u^* + t^* u^* + t' u^* + t' u' + 1$$

und hiernach folgende Rechnung
für g:

$\log u^0$	$\bar{8}{,}6253927_n$	
$\log t'$	$0{,}4757135$	
$\log u'$	$\bar{8}{,}0677518_n$	
$\log t^*$	$0{,}4393327$	
$\log u^0 t' u' t^*$ . . .	$\bar{7}{,}6081907$	und $u^0 t' u' t^* = +0{,}0040569$
$\log u' t^*$	$\bar{8}{,}5070845_n$	$u' t^* = -0{,}0321429$
$\log u^0 t^*$	$\bar{9}{,}0647254_n$	$u^0 t^* = -0{,}1160714$
$\log u^0 t'$	$\bar{9}{,}1011062_n$	$u^0 t' = -0{,}1262136$
		$1 = +1{,}0000000$
		$g = +0{,}7296290$

für h:

$\log t'$	$0{,}4757135$	
$\log u'$	$\bar{8}{,}0677518_n$	
$\log t^*$	$0{,}4393327$	
$\log t' u' t^*$	$\bar{8}{,}9827980_n$	und $t' u' t^* = -0{,}0961165$
		$t^* = +2{,}7500000$
		$t' = +2{,}9902913$
		$h = +5{,}6441748$

[1]) In den drei Logarithmen für u bedeutet die Kennziffer $\bar{8}$, daß von dem Logarithmus mit der Kennziffer 8 die Zahl 10 oder von dem Logarithmus gleicher Mantisse und der Kennziffer 0 die Zahl 2 abgezogen werden muß. Das angefügte n bedeutet, daß die zugehörige Zahl negativ ist.

Digitized by Google

für k:

log u^0	$\bar{8},6253927_n$	
log t'	$0,4757135$	
log u'	$\bar{8},0677518_n$	
log t^*	$0,4393327$	
log u^*	$\bar{8},2896006_n$	
log $u^0t'u't^*u^*$	$\bar{5},8977913_n$	und $u^0t'u't^*u^* = -0,0000790$
	$\bar{8},0677518_n$	
	$0,4393327$	
	$\bar{8},2896006_n$	
log $u't^*u^*$	$\bar{6},7966851$	$u't^*u^* = +0,0006261$
	$\bar{8},6253927_n$	
	$0,4393327$	
	$\bar{8},2896006_n$	
log $u^0t^*u^*$	$\bar{7},3543260$	$u^0t^*u^* = +0,0022611$
	$\bar{8},6253927_n$	
	$0,4757135$	
	$\bar{8},2896006_n$	
log $u^0t'u^*$	$\bar{7},3907068$	$u^0t'u^* = +0,0024587$
	$\bar{8},6253927_n$	
	$0,4757135$	
	$\bar{8},0677518_n$	
log $u^0t'u'$	$\bar{7},1688580$	$u^0t'u' = +0,0014752$
		$u^* = -0,0194805$
		$u' = -0,0116883$
		$u^0 = -0,0422078$
		$+0,0068211$
		$-0,0734556$
		$k = -0,0666345$

für l:

log t'	$0,4757135$	
log u'	$\bar{8},0677518_n$	
log t^*	$0,4393327$	
log u^*	$\bar{8},2896006_n$	
log $t'u't^*u^*$	$\bar{7},2723986$	und $t'u't^*u^* = +0,0018724$
log t^*u^*	$\bar{8},7289333_n$	$t^*u^* = -0,0535714$
log $t'u^*$	$\bar{8},7653141_n$	$t'u^* = -0,0582524$
log $t'u'$	$\bar{8},5434653_n$	$t'u' = -0,0349515$
		$1 = +1,0000000$
		$l = +0,8550971$

Digitized by Google

Die gefundenen Werthe der vier Constanten g, h, k, l nebst ihren Logarithmen sind also:

$$g = +0{,}7296290 \qquad \log g = \bar{9}{,}8631021$$
$$h = +5{,}6441748 \qquad \log h = 0{,}7516005$$
$$k = -0{,}0666345 \qquad \log k = \bar{8}{,}8236992_n$$
$$l = +0{,}8550971 \qquad \log l = \bar{9}{,}9320155.$$

Zur Controle mittelst der Gleichung $gl - hk = 1$ hat man

$$\log gl \ldots\ldots \bar{9}{,}7951176 \qquad gl = 0{,}6239038$$
$$\log hk \ldots\ldots \bar{9}{,}5752997_n \qquad -hk = 0{,}3760969$$
$$gl - hk = 1{,}0000007$$

bis zur sechsten Decimale genau.

23.

Von diesen für das schematische Auge gewonnenen numerischen Grundlagen aus läßt sich nun nach Anleitung der Art. 13, 14, 15 und 18 die Bestimmung der beiden Hauptpunkte, der beiden Brennpunkte und der beiden Knotenpunkte leicht bewerkstelligen.

Für die Hauptpunkte nehmen die beiden in (36) eingeführten Größen ϑ, ϑ^* die Werthe (39)

$$\vartheta = \frac{1-l}{k}$$

$$\vartheta^* = \frac{1-g}{k}$$

an, wodurch nach (40)

$$E - N^0 = -n^0\vartheta$$
$$N^* - E^* = -n^*\vartheta^*$$

Die gefundenen Werthe von g, k, l ergeben:

$$1-l = +\ 0{,}1449029$$
$$1-g = +\ 0{,}2703710$$
$$\frac{1}{k} = -15{,}00724$$

also

$$\vartheta = -\ 2{,}1746$$
$$\vartheta^* = -\ 4{,}0575$$

und folglich

$$E - N^0 = +\ 2{,}1746$$
$$N^* - E^* = +\ 5{,}4276$$

d. h. der erste Hauptpunkt liegt $2^{mm}1746$ hinter der Vorderfläche der Hornhaut, der zweite Hauptpunkt liegt $5^{mm}4276$ vor der Hinterfläche der Linse. Hieraus ergiebt sich das Interstitium $E^* - E$ zwischen den beiden Hauptpunkten:

$$\varepsilon = 0{,}3978 \text{ Millimeter.}$$

Digitized by Google

Für die Brennpunkte wird (45)

$$\vartheta = -\frac{l}{k}$$

$$\vartheta^* = -\frac{g}{k}$$

wodurch

$$N^0 - F = n^0 \vartheta$$
$$F^* - N^* = n^* \vartheta^*$$

Wir erhalten also jetzt

$$\vartheta = +\ 12{,}8326$$
$$\vartheta^* = +\ 10{,}9497$$

und folglich

$$N^0 - F = +\ 12{,}8326$$
$$F^* - N^* = +\ 14{,}6470$$

d. h. der erste Brennpunkt liegt $12^{mm}8326$ vor der Hornhaut, der zweite Brennpunkt liegt $14^{mm}6470$ hinter der Hinterfläche der Linse. Jene Distanz um 2,1746, diese um 5,4276 vergrößert, giebt die beiden Brennweiten des schematischen Auges:

$$f = 15{,}0072 \text{ Millimeter}$$
$$f^* = 20{,}0746 \quad \text{"}$$

welche Werthe sich gleichfalls aus den Ausdrücken (52) $-\frac{n^0}{k}$ und $-\frac{n^*}{k}$ ergeben, und somit zugleich die Relation $\frac{f^*}{f} = \frac{n^*}{n^0} = 1{,}33766 = \frac{103}{77}$ verificiren.

Für die Knotenpunkte endlich ergiebt sich nach Art. 18 die Entfernung von den Hauptpunkten

$$D - E = D^* - E^* = f^* - f$$
$$= +\ 5{,}0674$$

folglich

$$D - N^0 = +\ 7{,}2420$$
$$N^* - D^* = +\ 0{,}3602$$

d. h. der erste Knotenpunkt liegt $7^{mm}2420$ hinter der Hornhaut vor der Fläche, also 0,7580 vor der Hinterfläche der Linse, der zweite Knotenpunkt liegt 0,3602 vor der Hinterfläche der Linse, beide — wie die Brennpunkte — in der gegenseitigen Entfernung von 0,3978 Millimeter [1].

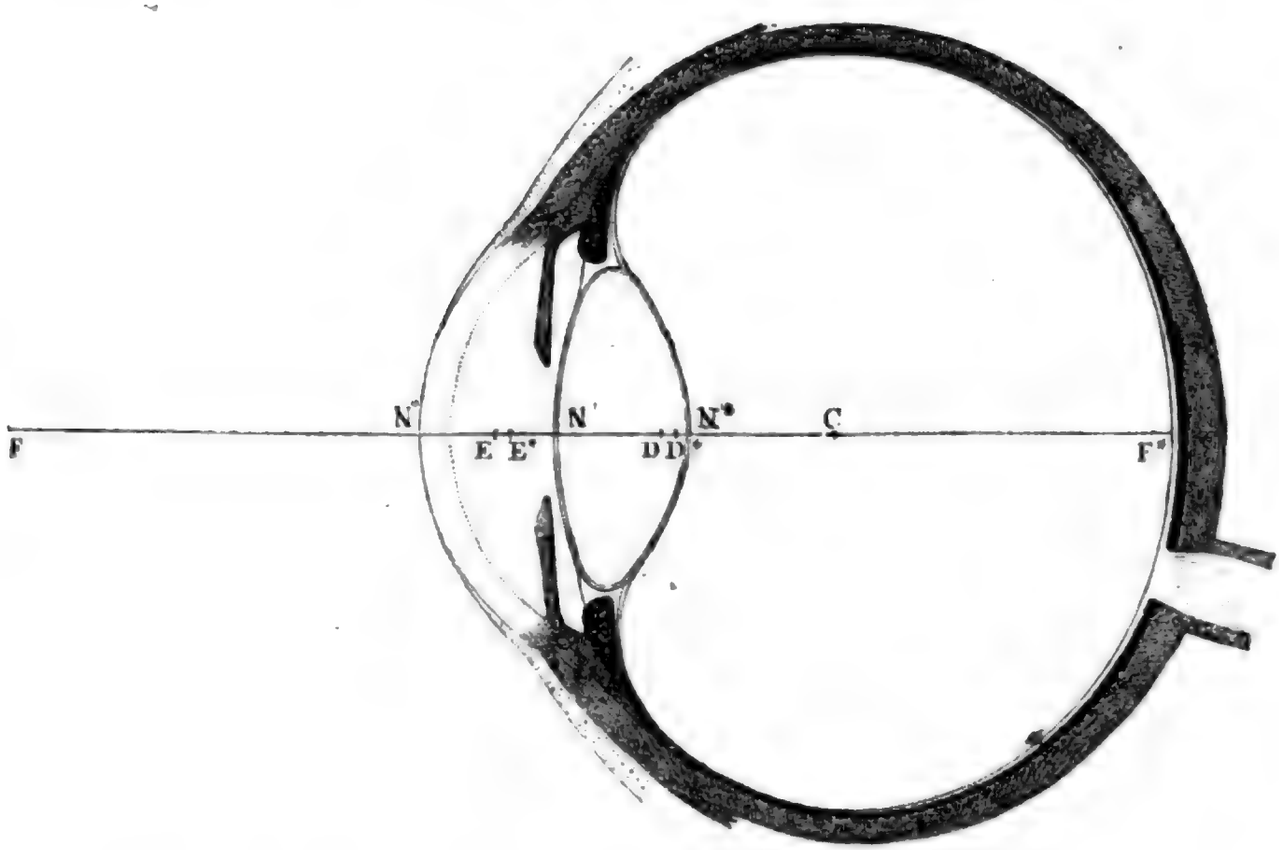
---

[1]) Die im »Beitrag zur physiologischen Optik« (S. 10 u. ff.) angeführten ungefähren Angaben, wonach die gegenseitige Entfernung der Hauptpunkte, wie der Knotenpunkte wenige Zehntheile eines Millimeters beträgt, die Hauptpunkte, in der Nähe der Pupillarebene, etwa $^2/_3$ des (zu 23^{mm} gerechneten) Augendurchmessers von dem vordern Brennpunkt und fast $^7/_8$ dieses Durchmessers von dem hinteren Brennpunkt entfernt liegen, die Knotenpunkte ganz in der Nähe der Hinterfläche der Krystalllinse wahrscheinlich häufiger vor als hinter dieselbe fallen, und die beiden Brennweiten 15 und 20 Millim. betragen, finden in den vorliegenden Bestimmungen für das schematische Auge ihre Bestätigung und Präcisirung.

Das schematische Auge war für unendlich ferne Objecte accommodirt vorausgesetzt, es muß also der zweite Brennpunkt F^* auf der Retina liegen. Nun ist die Entfernung $F^* - N_4$ d. h. von der Vorderfläche der Hornhaut bis zum zweiten Brennpunkt, $= 22^{mm}6470$, ebenso weit muß also für den vorausgesetzten Adaptionszustand die Netzhaut von der Vorderfläche des Auges entfernt liegen, so daß der ganze visuale Durchmesser des Augapfels, einschließlich der durch Netz-, Ader- und Lederhaut gebildeten Wand von ungefähr $1^{mm}6$ Dicke, den mit den Messungen gut übereinstimmenden Betrag von etwa $24\frac{1}{4}$ Millimeter annimmt.

Die hier abgeleiteten Bestimmungen der Oerter der optischen Cardinalpunkte stellt Fig. 96 in einem (von oben betrachteten) Horizontaldurchschnitt

Fig. 96.



des schematischen (rechten) Auges in dreimaliger Linearvergrößerung dar. Die Pupillenweite ist hierbei in einem mittleren Betrag von 4^{mm}, der Ort des mechanischen Centrums oder des Drehpunkts C in der Entfernung von 12^{mm} hinter der Vorderfläche der Cornea, also 4^{mm} hinter der Hinterfläche der Linse, und die Eintrittsstelle des optischen Nervs endlich so angenommen, wie sie sich nach genauen Messungen mittelst des Mariotte'schen Versuches als Mittel an meinen beiden Augen ergiebt, nämlich vom Punkte D^* aus gesehen zwischen $12^0\ 37'$ und $18^0\ 33'$ Angularentfernung vom Centralpunkte der Netzhaut nach der Nasenseite des Auges hin, Größen, von welchen freilich das Ergebniß der Beobachtung an anderen erwachsenen Individuen mitunter bis auf mehrere Grade abweicht.

In Zahlen stellt sich die gegenseitige Lage sämmtlicher hier in Betracht

Digitized by Google

kommender Punkte der Augenachse übersichtlich durch folgende Werthe ihrer Abscissen x dar, wobei wir den Coordinaten-Anfang in die Vorderfläche der Hornhaut legen:

$$\begin{aligned} F &= -12{,}8326 \\ N^0 &= 0 \\ E &= +2{,}1746 \\ E^* &= 2{,}5724 \\ N' &= 4 \\ D &= 7{,}2420 \\ D^* &= 7{,}6398 \\ N^* &= 8 \\ C &= 12 \\ F^* &= 22{,}6470 \end{aligned}$$

Das reducirte Auge.

24.

Die Entfernung der Hauptpunkte unter sich, sowie der Knotenpunkte unter sich, d. h. das Interstitium ε ist für das schematische Auge so klein gefunden worden, daß für die meisten Fälle dioptrischer Discussionen die Verschmelzung beider Paare von Punkten in zwei einzelne Punkte, nämlich in Einen Hauptpunkt und in Einen Knotenpunkt, einerseits eine noch hinreichende Genauigkeit, andererseits eine bequeme Vereinfachung gewährt. Wir reduciren dadurch das Auge auf eine einzige sphärische brechende Fläche, welche das äußere Medium — die atmosphärische Luft — von dem innern Medium, der einzigen brechenden Substanz scheidet, welche nunmehr als das Auge ausfüllend angenommen wird.

Es ist einleuchtend, daß wenn bei dieser Reduction an die Stelle der sechs Punkte F, E, E^*, D, D^*, F^* vier gesetzt werden, das reducirte Auge dem ursprünglichen in dioptrischer Hinsicht dann am ähnlichsten werden wird, wenn die beiden Brennpunkte F, F^* ihren Platz behalten und die beiden Paare E, E^* und D, D^* in zwei einfache Punkte E' und D' so verschmolzen werden, daß das Verhältniß der Brennweiten f und f^* d. h. das Brechungsverhältniß $n^0 : n^*$ ungeändert bleibt. Nahezu wird dies bei der Kleinheit von ε schon der Fall sein, wenn man E' in die Mitte zwischen E und E^*, so wie D' mitten zwischen D und D^* setzt. Um indeß dem angeführten der Reduction zu Grunde zu legenden Princip mit einer der Schärfe unserer Rechnung entsprechenden Genauigkeit zu genügen, setzen wir den Ort der Punkte E' und D' in folgender Weise fest. Die Entfernung zwischen den beiden Brennpunkten ist gleich der Summe beider Brennweiten plus dem Interstitium zwischen den beiden Hauptpunkten. Durch den neuen Hauptpunkt E' ist diese Größe in zwei Theile — ohne Interstitium — zu theilen, welche, wie die vorigen Brennweiten, im Verhältniß $n^0 : n^*$ stehen. Bezeichnen wir also diese beiden Theile, als die Brennweiten des

Digitized by

reducirten Auges, durch f', f'', und das Verhältniß $\frac{n^*}{n^0}$ durch n, so muß sein

$$f + f^* + \varepsilon = f' + f''$$

oder

$$f + nf + \varepsilon = f' + nf'$$

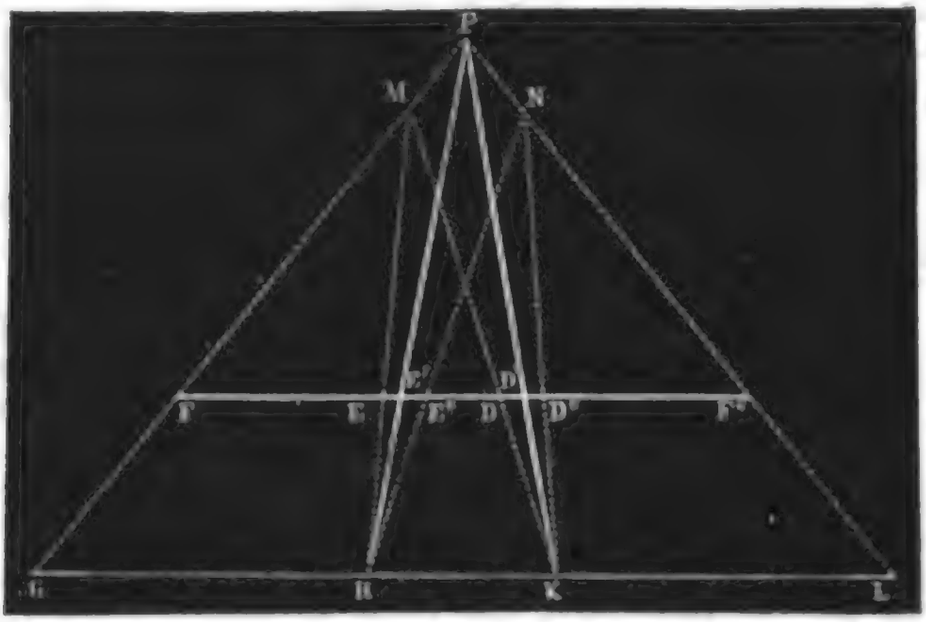
woraus

$$f' = f + \frac{\varepsilon}{n+1}$$

Der Hauptpunkt E' des reducirten Auges ist also zwischen die beiden Hauptpunkte E und E^* des schematischen Auges so zu legen, daß $EE' = \frac{1}{n+1}\varepsilon$ und somit $E'E^* = \frac{n}{n+1}\varepsilon$ wird, oder daß das Interstitium ε durch den Punkt E' in zwei den Brennweiten proportionale Theile zerfällt. Der Knoten- oder Kreuzungspunkt D' des reducirten Auges fällt offenbar so zwischen die Knotenpunkte D und D^*, daß $DD' = \frac{n}{n+1}\varepsilon$ und $D'D^* = \frac{1}{n+1}\varepsilon$.

Durch Construction findet man die Punkte E' und D' aus den gegebenen sechs Cardinalpunkten (Fig. 97), wenn man auf einer zur Achse FF^* parallelen Linie vier Punkte G, H, K, L zu Hülfe nimmt, welche so liegen, daß

Fig. 97.



$GH > FE$ und daß sich $GH : HL = KL : GK = 1 : n$ verhält. Diese Verhältnisse finden statt, wenn man vom Punkte M, wo die von G durch F und von H durch E gezogenen geraden Linien concurriren, eine gerade Linie durch D zieht und den Punkt K im Durchschnitt dieser Linie mit GL nimmt. Den Punkt L findet man in ähnlicher Weise mittelst der Punkte H, K, E^*, D^*, F^* und des Hülfspunkts N. Vom Durchschnittspunkt P der Linien GM und LN ziehe man alsdann gerade Linien nach H und K, so

sind deren Durchschnitte E' und D' mit FF^* die gesuchten Cardinalpunkte des reducirten Auges.

Aus dem oben gefundenen Werthe 0,3978 des Interstitiums ε und dem Brechungsverhältniß $n = \frac{103}{77}$ finden wir nun:

$$\frac{1}{n+1}\,\varepsilon = 0{,}1702$$

$$\frac{n}{n+1}\,\varepsilon = 0{,}2276$$

also die Brennweiten des reducirten Auges

$$f' = 15{,}1774 \text{ Millimeter}$$
$$f'' = 20{,}3022 \quad »$$

Der Hauptpunkt E' liegt $2^{mm}3448$ hinter der Vorderfläche der Hornhaut, der Knotenpunkt D' liegt $0^{mm}4764$ vor der Hinterfläche der Linse. Die Entfernung zwischen beiden ist $5^{mm}1248$.

Wie gering die Abweichung von diesen schärferen Feststellungen ausgefallen sein würde, wenn wir, wie oben erwähnt, die Punkte E' und D' in die Mitte des Interstitiums verlegt hätten, zeigen die Zahlen 15,2061 und 20,2735, welche sich alsdann für die Brennweiten herausgestellt haben würden. Diese Größen sind von den obigen nur um $\frac{1}{35}$ Millim. verschieden und ihr Verhältniß ist nur um 0,0035 kleiner als $\frac{103}{77}$.

Die Bedeutung der hier vorgenommenen Reduction des Auges ist nun die, daß bei den meisten numerischen Bestimmungen des Ganges der Lichtstrahlen im Auge mit hinreichender Genauigkeit und Annäherung an die schärferen für das schematische Auge gewonnenen Bestimmungen der Sehapparat als aus Einer brechenden Substanz bestehend angesehen werden darf, begränzt von einer sphärischen converen Oberfläche vom Radius $5^{mm}1248$ und begabt mit dem Brechungsverhältniß $\frac{103}{77}$. Der Scheitel der brechenden Oberfläche ist hierbei in den Hauptpunkt E', ihr Krümmungsmittelpunkt in den Knotenpunkt D' zu setzen. Durch diese Reduction rückt also gleichsam die convexe Oberfläche des Auges um $2^{mm}3448$ rückwärts, der Krümmungsradius dieser Oberfläche verkürzt sich von $8^{mm}0$ auf 5,1248, und den drei durchsichtigen Medien wird ein einziges substituirt, dessen Brechungsinder dem des dritten Mittels, der Glasfeuchtigkeit (mithin nahezu des Wassers), gleichkommt [1]).

[1]) Auch zu dieser Reduction enthält der »Beitrag zur physiologischen Optik« S. 16 ff. die vorläufigen ungefähren Angaben. Der Hauptpunkt, heißt es dort, behält gegen den vorderen Brennpunkt dieselbe Entfernung, wie der Knoten- oder Kreuzungspunkt gegen den hinteren Brennpunkt. Diesem Schema von vier

Digitized by Google

Die zu Ende des vorigen Art. für das schematische Auge mitgetheilte Reihe von Abscissenwerthen stellt sich nunmehr für das reducirte Auge so:

$$\begin{aligned} F &= -\ 12{,}8326 \\ N^0 &= \quad 0 \\ E' &= +\ 2{,}3448 \\ D' &= \quad 7{,}4696 \\ C &= \quad 12 \\ F^* &= \quad 22{,}6470. \end{aligned}$$

Die Idee, das Auge in dioptrischer Hinsicht auf eine homogene Kugel zurückzuführen, ist nicht neu. Zwei Beispiele verdienen hier erwähnt zu werden. Behufs der theoretischen Größenbestimmung der beim undeutlichen Sehen entstehenden Zerstreuungskreise hat Volkmann (1838 in Pogg. Ann. XLV. 200.) unter Anwendung der dazu von Wilhelm Weber gegebenen Formeln ein reducirtes Auge zum Grunde gelegt, für welches sich aus den von ihm vorausgesetzten Constanten folgende Bestimmungsstücke ergeben:

Radius der Oberfläche	r	= 12,615	Millim.
erste Brennweite	f'	= 8,949	»
zweite Brennweite	f''	= 21,565	»
deren Summe	$f' + f''$	= 30,514	»
Brechungsinder	n	= 2,4095	

Der Centraltheil der Retina wurde in diesem Auge $9^{mm}615$ hinter dem Drehungspunkt und $22^{mm}230$ hinter der Vorderfläche des Auges, d. h. so angenommen, daß das Auge auf Objecte in der Entfernung $327^{mm}55$ accommodirt war. Zugleich war (wie in der Schrift: neue Beiträge zur Physiologie des Gesichtssinnes, Leipzig 1836) der Kreuzungspunkt als mit dem Drehungspunkt zusammenfallend vorausgesetzt, eine Ungenauigkeit, welche der Verfasser in späteren Arbeiten selbst verbessert hat. Der angeführte ideelle Brechungsinder kommt dem des Diamantes (2,45) nahe.

Das zweite Beispiel findet sich in Moser's Aufsatz »über das Auge« (1844, in Dove's Rep. der Phys. V. 349). Dem daselbst bestimmten, aus einer homogenen sphärisch begränzten Substanz bestehenden Auge kommen folgende Größen zu:

Radius der Oberfläche	r	= 7,647	Millim.
erste Brennweite	f'	= 17,317	»
zweite Brennweite	f''	= 24,964	»
deren Summe	$f' + f''$	= 42,281	»
Brechungsinder	n	= 1,4416	

Stellung und Krümmung der Cornea wurde in diesem Auge unverändert

---

Punkten entspricht Ein brechendes Mittel, getrennt von der umgebenden atmosphärischen Luft durch eine sphärische convexe Oberfläche, welche die Achse im Hauptpunkt schneidet und deren Centrum im Knotenpunkt liegt. Die Entfernungen vom Hauptpunkt bis zum vorderen Brennpunkt und vom Knotenpunkt bis zum hinteren Brennpunkt mögen in angenäherten runden Zahlen = 15 Millimeter, die Entfernung vom Hauptpunkt bis zum Knotenpunkt = 5 Millimeter gesetzt werden. Der Brechungsinder des Mediums (gleich dem Verhältniß der Entfernungen des Hauptpunkts von dem hintern und vordern Brennpunkt) wird also dem des Wassers gleich; die Krümmung der vordern Begränzung des Auges mußte aber im Verhältniß von 5 zu 8 verstärkt und ihr Durchschnitt mit der Augenachse um etwa drei Millimeter nach hinten gerückt werden.

Digitized by Google

beibehalten, und die Entfernung der Retina von der Vorderfläche des Auges zu 22mm173 angenommen. Der zweite Brennpunkt fällt 2mm791 hinter die Retina. Die Hyperpresbyopie dieses Auges beruht auf dem schon im Eingange dieses Aufsatzes erwähnten Umstande, daß der Totalindex der Linse (1,3839) zu klein angenommen war [1]). Der ideelle Brechungsindex liegt dem der Schwefelsäure nah. Er hätte unter Beibehaltung der Dimension 22,173 und des Krümmungshalbmessers 7,647 auf den des Crownglases (1,5265) erhöht werden müssen, um den hintern Brennpunkt auf die Retina zu verlegen, und die Brennweiten würden alsdann die Werthe 14,526 und 22,173, deren Summe 36,7 Millim. ist, erhalten haben.

Diese Beispiele einer ersten Approximation zeigen noch sehr erhebliche Unterschiede, wie unter sich, so auch von der hier festgestellten Constellation der Cardinalpunkte des reducirten Auges, dessen Abweichungen von unserem schematischen Auge und somit wahrscheinlich von einem zur Zeit noch nicht genau feststellbaren mittleren Auge nur sehr gering sind.

Das von Moser (a. a. O.) berechnete Auge betreffend, von welchem das eben erwähnte homogene Auge abgeleitet ist, mag hier noch erwähnt werden, daß die von ihm gefundenen »optischen Hauptpunkte« (der Bedeutung nach mit unseren Knotenpunkten identisch) 7,202 und 7,390 Millim. hinter der Hornhautvorderfläche liegen, wonach das Interstitium $\varepsilon = 0{,}188$ Millim. wäre, kaum die Hälfte des für das schematische Auge gefundenen Werthes. Auch dies beruht auf dem zu kleinen Totalindex der Krystalllinse. Um die Discordanz zwischen der axialen Dimension 22,173 des Auges und der zweiten Brennweite 24,964 zu beseitigen, giebt Moser der Cornea einen kürzern Krümmungsradius von 6,506, wodurch sich für die Tiefe der beiden Knotenpunkte die Zahlen 6,395 und 6,519, für ε also der noch kleinere Werth 0,124 herausstellt. Der Hornhautradius 6,506 dürfte indeß zu den seltenen gehören und gewiß nur bei sehr kurzsichtigen oder sog. mikroskopischen Augen gefunden werden.

Hinsichtlich des im Art. 23 bestimmten schematischen Auges finden, wie dies kaum noch besonders erwähnt zu werden braucht, die in den Art. 19 und 20 dargelegten Constructionen ihre Anwendung, wodurch die Auffindung des zu einem gegebenen einfallenden Strahl gehörigen gebrochenen, im Glaskörper verlaufenden und die Netzhaut treffenden Strahls, oder des zu einem beliebigen — reellen oder virtuellen — Objectpunkt gehörigen auf, vor oder hinter der Retina liegenden Bildpunkts ihre einfachste Regel findet. Gleicherweise geschieht die Lösung der analogen Fragen für das einfachere reducirte Auge unter Anwendung der im Art. 7 entwickelten Construction [2]).

---

[1]) Von geringerem Belang für die von Moser berechneten Constanten des Auges ist die Wahl des Index 1,3360 statt 1,3394 (nach Brewster) für den Humor vitreus, während der Humor aqueus die gewohnte Zahl 1,3366 erhält, wodurch der Glaskörper minder brechend als die wässerige Feuchtigkeit angenommen wird. Die richtigere Zahl würde das Resultat noch um ein Geringes ungünstiger gestellt haben.

[2]) Wie bereits oben bei Art. 20 darf auch hier auf die dort erwähnten Fälle der Anwendung im Artikel »Sehen« dieses Wörterbuchs und in dem »Beitrag zur physiologischen Optik« verwiesen werden.

Digitized by Google

25.

Noch muß hier zur Vermeidung von Mißverständniſſen in Betreff der bis zur vierten Decimale des Millimeters ſcharf berechneten Maaße des ſchematiſchen und des reducirten Auges die Bemerkung Platz finden, daß dieſer Schärfe nur inſofern eine objective Bedeutung eingeräumt werden ſoll, als einem individuellen Auge, für welches in allen Stücken die im Art. 21 dem ſchematiſchen Auge untergelegten Conſtanten gelten, im Zuſtande der Adaption für große Ferne die im Art. 23 abgeleiteten genauen Werthe zukommen, ſo daß jenen neun urſprünglichen Conſtanten, nämlich:

$$n^0 = 1,\ n' = \frac{103}{77},\ n'' = \frac{16}{11},\ n^* = \frac{103}{77},\ r^0 = 8,\ r' = 10,$$

$$r^* = -6,\ N' - N^0 = 4,\ N^* - N' = 4$$

mit dioptriſcher Nothwendigkeit dieſe vier abgeleiteten Conſtanten:

$$f = 15{,}0072,\ f^* = 20{,}0746,\ \varepsilon = 0{,}3978,\ E - N^0 = 2{,}1746$$

oder nach vorgenommener Reduction dieſe drei:

$$f' = 15{,}1774,\ f'' = 20{,}3022,\ E' - N^0 = 2{,}3448$$

entſprechen. Inſofern hingegen die urſprünglichen Conſtanten von denen eines mittleren Auges möglicherweiſe um eine halbe Einheit der zweiten Decimale in den Brechungsindices und um ein halbes Millimeter in den Linearmaaßen abweichen können, wird man ſich zum Behuf einſtweiliger mittlerer Werthe ohne erhebliches Opfer an Genauigkeit erlauben dürfen, den abgeleiteten Conſtanten die abgekürzten Zahlen

$$f = 15{,}0$$
$$f^* = 20{,}1$$
$$\varepsilon = 0{,}4$$
$$E - N^0 = 2{,}2$$

oder für den Fall der Reduction:

$$f' = 15{,}2$$
$$f'' = 20{,}3$$
$$E' - N^0 = 2{,}3$$

beizulegen. In Fällen, wo es ſich um die Ermittelung der Veränderungen der abgeleiteten Werthe in Folge gegebener Veränderungen der urſprünglichen Conſtanten handelt, wie namentlich bei den künftigen genaueren Discuſſionen der Adaptionsvorgänge, behalten die ſchärferen Beſtimmungen ihre Geltung, und gerade in dieſer Beziehung iſt es, daß wir das ſchematiſche Auge, wie bereits oben erwähnt, als feſten Ausgangspunkt für künftige ins Feinere gehende Unterſuchungen werden anſehen dürfen.

Zuſatz, die Accommodation betreffend.

26.

Es ſoll vorerſt noch, wie bisher immer, im Auge der Accommodationszuſtand für weit entfernte Objecte unverändert beibehalten werden, ſo daß die Vereinigungspunkte der gebrochenen Strahlen für Objectpunkte in endlicher Entfernung durchweg hinter die Retina fallen. In dem ſo vorausgeſetzten weitſichtigen, auf paralleles einfallendes Licht adaptirten und gleichſam der Accommodation unfähigen Auge läßt ſich die Strecke, um welche die

Digitized by

Vereinigungspunkte hinter die Retina fallen, für gegebene Objectweiten leicht bestimmen. Wir leiten zu diesem Behuf unter Anwendung der im Art. 5 und 17 enthaltenen Relationen die Differenzen zwischen den Vereinigungs- und Brennweiten ab, und finden die Differenz $p^* - f^*$ oder η, wenn wir das Product 301,26 der Brennweiten des Auges (bei großen Objectweiten genügt die runde Zahl 300) durch $p - f$ oder ξ dividiren. Auf diese Art erhalten wir beispielsweise folgende zusammengehörige Werthe für ξ, p und η:

ξ	p	η	$\varkappa$
∞	∞	0^{mm}	0^{mm}
65^m	65^m	0,005	0,0011
25	25	0,012	0,0027
12	12	0,025	0,0056
6	6	0,050	0,0112
3	3	0,100	0,0222
1,500	1,515	0,20	0,0443
0,750	0,765	0,40	0,0825
0,375	0,390	0,80	0,1616
0,188	0,203	1,60	0,3122
0,094	0,109	3,20	0,5768
0,088	0,103	3,42	0,6484

Zugleich sind in der vierten Columne die entsprechenden Werthe des Durchmessers ω der Zerstreuungskreise hinzufügt, welche aus dem Abstande η der Netzhautfläche von dem dahinter fallenden Vereinigungspunkt für Objecte in endlicher Entfernung entstehen, bei einer Pupillenweite ω von mittlerer Größe, nämlich von 4 Millimeter. Die Größe $\varkappa$ kann als ein Maaß der Undeutlichkeit bei der vorausgesetzten Weite der Pupille betrachtet werden. Die Werthe dieser Größe findet man, wenn man die Entfernung der Iris oder der Ebene des Pupillenrandes von der Vorderfläche der Linse zu $0^{mm}5$, also ihre Entfernung b von der Focalebene oder von der Netzhaut 19,147 annimmt, mittelst des Ausdrucks

$$\varkappa = \frac{\omega\eta}{b + \eta}$$

also hier, wo wir für ω und b die Werthe 4,27 und 19,1 setzen [1]).

[1]) Genau genommen muß nämlich für die vom Pupillarrande durch die Krystalllinse fallenden Strahlen die zweimalige Brechung an den Linsenflächen in Rechnung gebracht werden. Die Berücksichtigung dieses im gegenwärtigen Falle freilich fast unerheblichen Umstandes fordert, daß man statt der wirklichen Pupille in der Größe von 4^{mm} und der Entfernung von $19^{mm}1470$ von der Netzhaut das durch die Linse erzeugte virtuelle und etwas vergrößerte Bild substituire. Die Linse, deren beide Nachbarmedien im schematischen Auge den Brechungsinder $\frac{103}{77}$ besitzen, erhält hierbei den relativen Inder $\frac{16}{11} \cdot \frac{77}{103}$ oder $\frac{112}{103}$. Die ihr für diese Partialrefraction innerhalb des Auges zukommende Brennweite findet sich $43^{mm}80$, und ihre beiden Hauptpunkte fallen der erste $2^{mm}3462$ hinter die Vorderfläche

$$x = \frac{4{,}27 \cdot y}{19{,}1 + y}$$

Die vorstehenden Zahlen geben zu einigen weiteren Betrachtungen Anlaß. Bei einer mittleren Pupillenweite fällt der Betrag der Undeutlichkeit x für ein 65 Meter (oder 200 Fuß) entferntes Object so gering aus, daß sie der Bildgröße der kleinsten noch wahrnehmbaren Objecte gleichkommt, welche nach Volkmann und Hueck auf die Sehwinkelgränze von $^1/_4$ Bogenminute führen. Es bedarf aber das Auge für Objectweiten von ∞ bis 65^m keiner Accommodation, da die innerhalb dieser Gränzen entstehenden Zerstreuungskreise für das Auge als optisch untheilbare kleine Größen gelten dürfen. Ja man wird die bei 25 und 12 Metern eintretende Undeutlichkeit in den meisten Fällen als unmerklich betrachten dürfen [1]). Das ganze Intervall in der Verschiebung des Vereinigungspunktes hinter der Retina in Folge einer Annäherung des Objects von unendlicher Ferne bis auf 100 Millimeter, bis zu welcher Gränze normale Augen von der vollkommensten Anpassungsfähigkeit noch deutlich zu sehen vermögen, darf sonach auf $3^{mm}4$ gesetzt werden, so daß diese Fähigkeit für Aenderungen in der Objectweite zwischen den äußersten Gränzen 12000 und 100 Millimeter in Anspruch zu nehmen ist. Bei normalen Augen von geringerer Adaptionskraft wird natürlich jene Minimalweite größer als 100^{mm} und dieses Intervall kleiner als $3^{mm}4$ ausfallen. Wir schließen hieraus, daß, wie auch der Mechanismus der Accommodation beschaffen sein mag, im normalen Auge bei der extremsten Adaptions-Anstrengung der zweite (hintere) Brennpunkt und der Centraltheil der Netzhaut höchstens in die gegenseitige Entfernung von $3^{mm}4$ gebracht werden — versteht sich so, daß der Brennpunkt um diese Größe *vor* die Netzhaut fällt.

27.

Ohne auf die zur Zeit noch nicht spruchreife Frage über das Anpassungsvermögen ausführlicher einzugehen, was dem Zweck dieser Untersuchung fremd wäre, und bei einer anderen Gelegenheit geschehen soll, mag hier

---

N', der zweite $1^{mm}4077$ vor die Hinterfläche N^*, so daß ihr Interstitium $0^{mm}2461$ beträgt. Es folgt hieraus, daß das virtuelle Bild der $0^{mm}5$ vor N' liegenden Pupille um $0^{mm}055$ nach hinten gerückt und etwa um $^1/_{15}$ linear vergrößert erscheint. Daraus erwächst für ω der Werth 4,267 statt 4 und für b der Werth 19,092 statt 19,147.

[1]) Künstliche dioptrische Werkzeuge sind in dieser Hinsicht viel empfindlicher als das Auge. Das auf unendliche Entfernung eingestellte Passageinstrument der Göttinger Sternwarte z. B., dessen Objectiv eine Focallänge von 1^m95 und Oeffnung von 0^m116 besitzt, zeigt beim Uebergang von einem Gestirn zu dem 5015^m entfernten nördlichen Meridianzeichen als Folge des um $0^{mm}758$ hinter die Ebene des Fadennetzes fallenden Bildes eine schon bemerkbare Undeutlichkeit von der Breite $0^{mm}0451$, welche unter Anwendung einer 150maligen Vergrößerung unter einem Winkel von 11′ 55″ erscheint und einen in jener Entfernung gedachten leuchtenden Punkt als lichte Scheibe von dieser Ausdehnung (über $^1/_3$ Monddurchmesser) darstellen würde. Sie kann natürlich — ohne Verschiebung des Fadennetzes — durch angemessene Verringerung der Objectivöffnung sehr vermindert werden. Bei dem fast 12000^m entfernten südlichen Meridianzeichen fällt sie weniger als halb so groß aus. Im bloßen Auge entsteht unter den früher gemachten Voraussetzungen eine Undeutlichkeit x von $0^{mm}0451$ erst bei einer etwa 3350mal geringeren Entfernung ($p = 1^m490$).

Digitized by Google

über die Art und Größe der Adaptionselemente vorläufig in Form einer Hypotheſe, die mir nach dem jetzigen Stand unſerer hierauf bezüglichen Erfahrungen der Wahrheit am nächſten zu kommen ſcheint, dasjenige Platz finden, was für die folgenden Betrachtungen erſprießlich ſein dürfte.

Der Vorgang der Adaption auf nähere Objecte beruht auf drei Veränderungen des Auges, welche ſind

1) das Zurückweichen der Netzhaut,
2) das Vorrücken der Linſe,
3) die Verengerung der Pupille.

Die beiden erſten gehören weſentlich und ausſchließlich der Accommodation an, die dritte iſt bloß acceſſoriſch und ſteht nur einestheils — wie die beiden andern ganz — unter dem Einfluß der Willkür, anderntheils hingegen unter dem der Intenſitätsveränderungen des ins Auge fallenden Lichtes. Wir berückſichtigen hier nur die erſtere auf die Adaption unmittelbar bezügliche Function der Regenbogenhaut. Die beiden erſten Hauptveränderungen laſſen ſich unter dem Act der Verlängerung der Achſe des Glaskörpers zuſammenfaſſen. Dieſe Verlängerung wird durch eine auf den äquatorialen Umfang des Augapfels ausgeübte Zuſammendrückung hervorgebracht, welche beide ſchiefe Muskeln im Verein mit den beiden geraden M. internus und M. externus mittelſt gleichzeitiger Zuſammenziehung bewirken. Die beiden genannten Paare von Muskeln, welche in Bezug auf die Drehungen des Augapfels um ſein mechaniſches Centrum antagoniſtiſch wirken, cooperiren — unbeſchadet dieſer Bewegung der Augenachſe — in Bezug auf Accommodation in ihrer Wirkung ſo, daß der äquatoriale Umfang verringert wird. Dieſe Compreſſion erzeugt eine Formveränderung des unvollkommen flüſſigen und in gewiſſem Grade feſten Glaskörpers, in der Weiſe, daß der meridionale Durchſchnitt eine andere Geſtalt annimmt, bei welcher der hintere Theil der Retinacurve in einer Amplitude von ungefähr 50° zu beiden Seiten der Achſe auswärts oder rückwärts getrieben und der der tellerförmigen Grube entſprechende Curventheil vorwärts gerückt wird. Durch die hintere Formänderung wird das Zurückweichen des Centraltheils der Netzhaut, durch die vordere das Vorrücken der Linſe bewirkt. Die Abflachung oder Krümmungsverminderung der Hornhaut, welche durch den mittelſt der vorwärts gedrängten Linſe auf den Humor aqueus verpflanzten Druck würde verurſacht werden, wird durch die mitwirkende Anſpannung des Spannmuskels der Chorioidea compenſirt [1]). Ein wirkliches Vorrücken der Linſe nun wird durch die eigenthümliche Einrichtung der Zonula Zinnii ermöglicht. Es erweitern ſich nämlich die vorderen Faltenräume und nehmen die in der hinteren Augenkammer ſeitwärts ausweichende Flüſſigkeit auf, und indem ſich die hinteren Faltenräume in gleichem Maaße verengern oder ſchließen, wird ein dieſer Raumverminderung entſprechender Theil der den Petit'ſchen Canal füllenden Flüſſigkeit zur Ausfüllung des Raumes verwendet, der theils durch die vorrückende Linſe, theils durch die mit ihr vorwärts gezogene Zonula frei wird. Die an der äquatorialen Zone des Glaskörpers durch die Compreſſion verurſachte Raumverringerung wird ſonach durch die nach hinten gehende Erweiterung faſt allein ausgeglichen, woraus geſchloſſen werden darf, daß das Zurückweichen der Retina faſt das Vierfache der Abnahme des transverſalen Halbmeſſers des Bulbus betragen müſſe.

---

[1]) Die anatomiſchen Verhältniſſe betreffend vgl. die ausgezeichnete Schrift von Brücke: Anatomiſche Beſchreibung des menſchlichen Augapfels. Berlin. 1847.

Die beiden ersten Adaptionsveränderungen des Auges bewirken die Coincidenz des Bildpunktes naher Objectpunkte mit der Netzhautfläche, die dritte Adaptionsveränderung bewirkt mittelst graduellen Ausschlusses der Randstrahlen die Verringerung der morphotischen Aberration.

28.

Diesen in wenigen Zügen dargelegten Hauptmomenten einer künftig weiter auszubildenden Adaptionstheorie fügen wir erst noch einige Bemerkungen bei.

Die Contraction des Ringmuskels der Iris bei starker Anstrengung zur Adaption auf kurze Sehdistanzen und die von der vorgeschobenen Linse auf die Iris ausgeübte Spannung mag mittelbar, nämlich durch passive Anspannung der Radialfasern, der sich vielleicht auch eine untergeordnete active Contraction dieser letztern, zumal bei schwacher Lichtintensität und verhältnißmäßig weiterer Pupille, beigesellt, die compensirende Wirkung des Tensor Chorioideae unterstützen, so daß trotz der elastischen Formänderung der undurchsichtigen Sclerotica die durchsichtige Cornea als nahezu unveränderlich betrachtet werden darf, wie dies auch durch die von Senff an lebenden Augen angestellten Messungen der Hornhautkrümmung [1]) bestätigt zu werden scheint.

Die mit dem Zurückweichen der Retina verbundene Anschwellung des hinteren Theils des Bulbus verursacht kein Vorschieben des Auges, weil wie beim Glaskörper so bei dem mit seinen Häuten umkleideten Augapfel jene Anschwellung fast ganz von der auf die Aequatorialzone fallenden Zusammendrückung compensirt wird, und das Fettpolster der Einbettung ohne Beeinträchtigung seines Volums vollständig Raum findet von hinten zur Seite hin auszuweichen. Zugleich aber scheint diese Seitenausweichung nicht symmetrisch, sondern excentrisch, d. h. nach der Nasenseite mehr als nach der Schläfenseite, vertheilt zu sein, wegen der hier minder weit als dort nach vorn reichenden Einbettung in eine Orbitalöffnung, deren Achse 25° bis 30° von der Visualrichtung des Schädels nach außen abweicht. Durch diese Asymmetrie, welche — für sich betrachtet — zu einer Verrückung des Augapfels nach außen beitragen würde, wird diejenige Excentricität compensirt, die aus der Art des Zusammenwirkens der vorerwähnten zwei Paare von Muskeln erwächst, und welche — ohne Compensation — eine Verrückung des Bulbus nach innen verursachen müßte [2]). Wir ziehen aus dem Gesagten den Schluß, daß erstens nicht nur bei den verschiedenen Stellungen der Augenachse, wie dies längst von Volkmann [3]) aus eigenen Beobachtungen gefolgert worden ist, sondern auch bei verschiedenen Accommodationszuständen der mechanische Mittel- oder Drehpunkt des Auges keine wesentliche Ortsveränderung erleidet, und zweitens daß inmitten der Adaptionsveränderungen die Entfernung des Scheitelpunktes N^0 der Hornhaut von diesem

[1]) Artikel »Sehen« von Volkmann (Bd. III. dieses Wörterbuchs, S. 271). Ebenso wenig ergaben ältere Messungen von Young u. A. eine entschiedene Krümmungsänderung der Cornea bei der Adaption.

[2]) Es stehen Mittel zu Gebot, die Vollkommenheit dieser Compensation zu prüfen. Meine bisherigen noch nicht hinreichend wiederholten Beobachtungen haben weder eine entschiedene Verringerung noch Vergrößerung der Distanz der mechanischen Mittelpunkte beider Augen in Folge der Accommodation in die Nähe ergeben.

[3]) Neue Beiträge zur Physiologie des Gesichtssinnes, Leipzig. 1836.

Digitized by Google

mechanischen Centrum *C* fast ganz unverändert bleibt. Mit Rücksicht auf dieses Ergebniß ist bei Aufzählung der numerischen Abscissenwerthe für das schematische und das reducirte Auge (Art. 23 und 24) der Coordinatenanfang auf die Vorderfläche der Hornhaut verlegt worden.

Das Vorrücken der Linse, wie es zuerst von Hueck[1]) constatirt ist, habe ich öfter beobachtet, nur scheint der Betrag (versteht sich, bloß Fälle einer umfangreichen und geübten Accommodation in Betracht gezogen) durchschnittlich geringer zu sein als der von Hueck ermittelte. Den Mechanismus dieses Vorgangs betreffend, weicht unsere Theorie von der Hueck'schen ab, welche sich zum Theil auf anatomisch irrige Voraussetzungen gründet. Ein Umstand, der für den Vorgang der Linsenverschiebung nicht unwesentlich sein und dessen genauere Berücksichtigung unserer Darstellung zur Stütze gereichen dürfte, ist der Unterschied im Aggregatzustand zwischen Humor aqueus und Humor vitreus. Im schlechtbin flüssigen Humor aqueus findet vollkommene Gleichheit des hydrostatischen Druckes nach allen Richtungen statt, und die Stabilität seines inneren Gleichgewichts erstreckt sich bloß auf sein Volum, nicht auf seine Form. Für den consistenteren Glaskörper besteht — in Folge der das Innere durchziehenden Scheidemembranen und vielleicht einer seiner Substanz eigenthümlichen Gelatinosität — ein in gewissem Grade stabiles Gleichgewicht der gegenseitigen Lage seiner Theile, wodurch er als ein fester Körper gegen Kräfte, welche seine Form zu verändern streben, elastisch reagirt. Dieser Umstand sollte indeß hier noch besonders nur zu dem Ende erwähnt werden, um die rückgängige Bewegung der Linse bei der Adaption in die Ferne, wofür keine positiven Muskelactionen in Anspruch genommen werden, damit in causalen Zusammenhang zu setzen, insofern die Retroposition durch die elastische Rückkehr zur frühern Form in der Bulbuswandung für sich allein bei einem vollkommen flüssigen Glaskörper ebenso zweifelhaft sein würde, als im Fall der Adaption in die Nähe die Vorwärtsbewegung der Linse. Ob zudem die Processus ciliares außer als Abblendungsorgane für das unter großen Elongationen einfallende Licht auch noch als eine Art von Federn fungiren und in ihren Zonulafalten auf die Retroposition der Linse hinwirken, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Ein weniger mittelbarer Antheil an der Bewegung der Linse kann ihnen schwerlich zugestanden werden.

Die Annahme einer Seitencompression der Krystalllinse und in Folge davon einer Krümmungsverstärkung der Linsenoberflächen bei der Accommodation in die Nähe scheint anatomisch ganz unzulässig und man müßte vielmehr, wollte man den hierbei auf diesen Körper wirkenden Kräften einen bemerkbaren Einfluß auf seine Form einräumen, eher das Gegentheil erwarten.

Von einer merklichen Aenderung der Dichtigkeit und somit des Brechungsvermögens irgend eines der durchsichtigen Medien darf bei der Erklärung der Adaption vollends keine Rede sein.

29.

Wenn wir nun, wie oben erwähnt, das ganze Accommodationsintervall auf 3^{mm}4 bei Augen vom größten Anpassungsumfang annehmen, so scheint die der vorgetragenen Hypothese über den Mechanismus der Adaption ent-

[1]) Die Bewegung der Krystalllinse. Dorpat. 1839.

Digitized by Google

sprechendste Bestimmung der Größe der beiden wesentlichen Adaptionselemente folgende zu sein:

das Zurückweichen der Retina = $2^{mm}49$
das Vorrücken der Krystalllinse = 1, 50.

Die Rechnung giebt als Folge des letztern Elementes ein Vorrücken des zweiten Brennpunktes F^* von $0^{mm}91$, welches, zu dem ersten Elemente addirt, das vorausgesetzte Intervall von $3^{mm}4$ ergiebt.

Es mag genügen, diese Größen, denen zur Zeit nur eine hypothetische und vorläufige Geltung eingeräumt werden darf, hier anzuführen. Ihre ausführlichere Discussion, so wie die gleichzeitigen Ortsveränderungen der Brennpunkte, der Hauptpunkte und der Knotenpunkte, kann hier nicht Platz finden und muß einer anderen Gelegenheit vorbehalten bleiben.

Listing.

Bemerkung.

Die Abwesenheit des Herausgebers und des Verfassers vorstehenden Artikels während eines Theils des Druckes und die Schwierigkeit des Satzes haben mehrere Druckfehler veranlaßt, von denen man die nachfolgenden, als die am meisten störenden, vor dem Lesen zu verbessern bittet.

S. 452 Z. 24 v. o. statt Meßbestimmungen lies: Maaßbestimmungen.
453 » 1 v. o. ist (1768) zu tilgen.
» 7 v. o. statt Essemerdi lies: Essemeridi.
» 10 v. o. statt angewendete lies: angewandte.
456 » 3 v. u. statt $\frac{\beta r}{n}$ lies: $\frac{\beta' r}{n'}$.
457 » 5 v. u. lies: aus der ersten der beiden.
458 » 3 u. 14 v. o. statt $\frac{\beta'}{n'}$ lies: $\frac{\beta'}{n'}$.
459 » 12 v. u. statt P und P lies: P und P'.
462 » 7 v. o. statt cx. cy lies: CX, CY.
» 15 v. u. sollte die Gleichung (17) in einer besonderen Zeile isolirt stehen.
» 3 v. u. statt Sinus lies: Sinnes.

Digitized by Google

Stimme.

Die menschlichen Stimmwerkzeuge werden zur Bildung von Ton und Laut, von Sprache und Gesang durch complicirte Muskelapparate in Gang gebracht, deren Beherrschung, wie überall im Bereich der Muskelthätigkeit, individuell verschieden ist. Dieses gilt in Beziehung auf die Erzeugung von Tönen und Lauten, ebensowohl bei Vergleichung der Individuen ein und derselben Nation, als bei Vergleichung der Nationen untereinander. Die Leistungen unserer Stimmwerkzeuge werden noch mehr, als bei der Muskelthätigkeit sonst, individuell dadurch nuancirt, daß die Beschaffenheit der durch die Muskeln zu bewegenden Massen von wesentlichem Einfluß ist. Begreiflich, daß auch hier die Grenzen gewisser Leistungen bald mehr, bald weniger schon durch räumliche Differenzen eingeengt sind. Die Größe der Bahn, welche ich bei Bewegung des gestreckten Armes beschreiben kann, ist ein für allemal eben durch die Länge meines Armes bestimmt, und eben so ist der Umfang der möglichen Töne, welche ich anstimmen kann, unter Anderem abhängig von der Länge meiner Stimmbänder. Diese ist innerhalb einer längeren Zeit constant.

Abgesehen von dieser willkürlich nicht zu verrückenden Grenze möglicher Töne lassen sich die Ursachen der vollkommneren oder unvollkommneren Beherrschung dieses Apparates im Allgemeinen von vornherein schon bestimmen; Ursachen, welche sich theilweise auch sonst schon bei der Muskelthätigkeit überhaupt geltend machen, theilweise aber hier ausschließlich mitwirken. Beschränken wir uns auf die Betrachtung der letzteren. Durch die Bewegung unserer Gliedmaßen beschreiben wir in dem Raum Linien, deren Richtung und Grenzen anfänglich durch zweierlei Rückwirkungen auf unsere Vorstellung bestimmt werden. Einmal nämlich durch das Muskelgefühl, welches durch die Bewegung selbst entsteht; zweitens durch die Gesichtswahrnehmung bei Beschreibung der Linie. Es ist offenbar, daß sich unter gleichzeitiger Mithülfe dieser beiden Eindrücke die Bewegung viel genauer dem Willen entsprechend ausführen läßt, als wenn der letztere Eindruck vermieden wird oder unmöglich ist. Das Gesagte gilt aber hauptsächlich nur für die Zeit, in welcher wir eine ganz bestimmte Bewegung mit aller Präcision auszuführen *lernen*. Im Verlauf kann, wie Jeder weiß, durch Uebung und Gewohnheit die feinste Bewegung auch ohne alle Controle unseres Gesichtssinnes möglich werden. Der Blindgeborene, welchem von vornherein die letztere gänzlich fehlt, wird durch den Tastsinn unterstützt; dieser kommt auch dem Sehenden in der Dunkelheit zu Statten. Genug also: die sichtbaren Bewegungen unserer Körpertheile im Raum werden wesentlich unter Mithülfe gewisser Sinneswahrnehmungen den Grad der Feinheit erreichen können, welchen der ursprüngliche Willensimpuls verlangt.

Digitized by Google

Ebenso verhält es sich mit den unsichtbaren Bewegungen derjenigen Theile, durch welche unsere Stimmwerkzeuge ihre Aufgabe erfüllen. Hier ist es aber nicht Gesichts- oder Tastsinn, sondern das Gehör, unter dessen Controle der Muskelapparat gestellt ist. Wenn wir auch nicht angeben können, worauf die individuelle Feinheit der Tonauffassung beruht, so wissen wir doch, daß sie vorhanden ist, und haben Gründe, zu vermuthen, daß sie häufig aus der Organisation des Ohres abgeleitet werden muß.

So wahr es nun auch ist, daß einen Menschen feines Gehör nicht eo ipso zum guten Sänger macht, so wahr ist es, daß ein guter Sänger ein feines Ohr haben muß. Man sieht, wie eng die Beherrschung der Stimmmuskeln mit der Thätigkeit des Gehörorgans verknüpft ist, an der immer mit angeborner Taubheit verbundenen Sprachlosigkeit, wobei weder an eine anatomische noch physiologische Verknüpfung von Muskel- und Sinnesnerven gedacht werden kann, sondern wobei sich allein die psychologische Nothwendigkeit der Verknüpfung gewisser Vorstellungsreihen bei der Ausführung ganz bestimmter Bewegungen kund giebt, welche hier wie bei jeder anderen willkürlichen Bewegung ihr Recht verlangt.

Es läßt sich hier schon entscheiden, weshalb der Taubgeborne auch stumm ist, wenn seine Sprachorgane auch nicht die geringste Anomalie zeigen, oder für unsere gegenwärtigen Hülfsmittel zu feine Abnormitäten voraussetzen lassen. Wer nicht Anatom ist, hat von Lage, Gegenwart oder Function seiner Muskeln nicht die geringste Ahnung. Er beobachtet nur gewisse Effecte: Orts- oder Lageveränderungen seines Körpers, seiner Gliedmaßen, und lernt nach und nach die Größe und Art des Effectes einem gewissen Willensimpuls entsprechend herbeiführen. Der Ausführung einer Bewegung geht die Vorstellung des Effectes immer, wenn auch oft so schnell voraus, daß sie ganz übersehen wird. Je schwieriger die Handlung, je weniger sie durch die Uebung geläufig geworden, um so markirter tritt die vorausgehende Vorstellung von ihr auf. Von den Stimm-Muskeln haben wir so wenig eine Ahnung als von irgend anderen. Die Folge ihrer Thätigkeit, der durch sie herbeizuführende Effect, ist kein sichtbarer, sondern nur ein hörbarer. Er ist also für den Tauben so gut wie nicht vorhanden, kann von ihm nicht gewollt werden, weil der Wille zu einer That von der Vorstellung des Effectes nicht zu trennen ist. Erführe ich nicht, daß ich mit meinen Händen etwas greifen kann, so würde es mir so wenig in den Sinn kommen, die Hände nach etwas auszustrecken, als ich jetzt den Versuch mache, mit beliebig anderen Muskeln zu dem Zweck zu operiren, von denen ich erfahrungsgemäß überzeugt bin, daß durch sie dieser Zweck nie erreicht werden kann. Das einzige Mittel also, von der Gegenwart eines Organes oder Apparates eine Vorstellung zu bekommen, und in Folge dessen Gebrauch von ihm machen zu können, und welches in dem Beobachten einer Leistung desselben besteht: dieses Eine Mittel fehlt dem Tauben und macht ihn deshalb zugleich stumm. Denn wie wenig auf das Muskelgefühl bei der Handhabung der Stimmwerkzeuge zu rechnen ist, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man z. B. einen bestimmten Ton singen will, und darauf achtet, in welchem Grad man dabei die Stimmbänder spannt. Dies geschieht durch Muskeln, deren Contractionsgrad ganz genau bis zu diesem oder jenem Punkt gediehen sein muß, wenn sofort bei dem Lautwerden des Tones gerade dieser und kein anderer zum Vorschein kommen soll. Ist dieses nun auch der Fall, so wird man, ehe man den Ton anstimmt, auch bei der größten Aufmerksamkeit den dazu erforderlichen Spannungsgrad der Kehlmuskeln nicht von einem belie-

Digitized by Google

bigen anderen mittelst des Muskelgefühls zu unterscheiden im Stande sein; höchstens machen sich an dem Steigen oder Senken des Kehlkopfes die Vorkehrungen zum Anstimmen des Tones für das Tastgefühl bemerkbar. Man sieht daraus, daß bei der Vorstellung eines Effectes, in unserem Fall also des Anstimmens eines bestimmten Tons, in äußerst feiner Weise gleichzeitig die den Effect herbeiführenden Theile in Wirksamkeit treten, ohne daß wir durch die bloße Zusammenziehung der Muskeln an sich schon von der Größe ihrer Contraction unterrichtet würden. Dies bestärkt uns eben in der vorhin ausgesprochenen Meinung über die stets mit Sprachlosigkeit verbundene angeborne Taubheit.

Was im Allgemeinen und im Einzelnen der Wille bei dem Gebrauch der Stimmwerkzeuge bezwecken kann, wozu er sie benutzt, weiß Jeder, der sich ihrer bedient, der Wort und Gesang, Stimme und Sprache vernimmt und kennt. Gewisse geistige Beziehungen, deren Betrachtung sich uns hier aufdrängte, haben wir in diesem Werk schon früher hervorgehoben [1]), andere würden wir in dem letzten Abschnitt dieses Artikels, in welchem wir von der Benutzung der Stimmwerkzeuge handeln, ausführlicher zu würdigen haben.

Zur Erzeugung der ganzen Summe von Tönen, von artikulirten und unartikulirten Lauten, welche der Mensch hörbar zu machen im Stande ist, dient ein sehr complicirter Apparat, bei welchem eine Summe einzelner Theile gleichzeitig in bestimmter Weise thätig sein muß, und dessen letzter Effect die Erzeugung eines Schalles, Tones oder Geräusches ist. Wir haben also ein Recht, die Stimmwerkzeuge als einen Mechanismus aufzufassen, und sie als ein Instrument zu betrachten, durch welches musikalische Töne hervorgebracht werden können, das aber ebenso gut unmusikalische Geräusche produciren und auf den Klang der Töne influiren kann. So vielfach diese Aufgabe ist, so konnte sie mit Hülfe der Muskeln, welche die verschiedensten Contractionszustände annehmen, auf eine verhältnißmäßig sehr einfache Weise und durch die Thätigkeit von Apparaten gelöst werden, welche gegenüber unseren akustischen Vorrichtungen und musikalischen Instrumenten einen sehr kleinen Raum einnehmen.

Im Wesentlichen besteht der ganze Apparat 1) aus häutigen schmalen, elastischen Platten, welche im Zustand wechselnder Spannung in Schwingungen versetzt werden können; 2) aus einem Reservoir für die Luft, welche aus diesem hervorgepreßt werden kann, um die Platten in Schwingungen zu versetzen; 3) aus einer Menge eigenthümlicher Theile, welche ihre Gestalt manchfach verändern können, um die Natur der Schwingung zu bestimmen, welche sich in der Luft fortpflanzt; 4) endlich aus unbeweglichen Theilen, welche wesentlich den Klang modificiren, und welche wohl nicht willkürlich, aber durch den Gang normaler Entwicklung oder pathologischer Processe im Lauf der Zeit bei ein und demselben Individuum Veränderungen unterworfen sind.

Da der descriptivanatomische Theil hier vorausgesetzt werden muß, so

---

[1]) Artikel Temperament, S. 591 ff.

Digitized by Google

haben wir nur von dem Material der Stimmwerkzeuge, ihrem Mechanismus im Allgemeinen und dann in Beziehung auf die Production von Ton und Laut im Einzelnen, endlich von der Handhabung dieses Instrumentes zur Bildung von Gesang und Sprache zu handeln.

I. Das Material der Stimmwerkzeuge.

Es bedarf keiner Rechtfertigung, daß diese Untersuchungen an die Spitze gestellt werden: denn es ist klar, daß wir dabei den Gang im Sinn haben, welchen wir einschlagen würden, wollten wir ein den Stimmwerkzeugen in seiner Wirkung gleiches Instrument fertigen.

Wir untersuchen deshalb die Knorpelsubstanz des Kehlkopfes, seine Bänder, seine Auskleidung, wobei wir natürlich, dem Zweck dieses Werkes entsprechend, diese Gegenstände nur in ihrer näheren Beziehung zu der Stimmbildung, und nicht in allen ihren Verhältnissen hier in Betracht ziehen.

Da wir sehen werden, daß die Töne eines aus der Leiche herausgenommenen Kehlkopfes denen des Lebendigen im Klang sehr unähnlich sind, so wird es nothwendig, in das Bereich dieser Untersuchungen wenigstens einzelne der Eigenschaften zu ziehen, welche an den Theilen wahrgenommen werden können, die hierbei von Einfluß sind. Dieses sind die Begrenzungen der Mund- und Nasenhöhle, sowie die Thorarwandungen.

1. Die Knorpelsubstanz des Kehlkopfes.

A. In histologischer Beziehung.

Die knorplige Grundlage des Kehlkopfes besitzt nicht in allen ihren einzelnen Theilen von Anfang an die gleichen Formelemente, gleichwohl ist an ihr im Ganzen die Neigung zu einer gewissen Veränderung der Structur nicht zu verkennen. Man beobachtet nämlich zu der Zeit des Auftretens charakteristischer Knorpelelemente, daß in allen Theilen des Kehlkopfes die Intercellularsubstanz vollkommen structurlos, homogen ist; es werden zuerst also ächte Knorpel gebildet, und zwar werden gleichzeitig Schild- und Ringknorpel angelegt, und diese früher als die Gießbeckenknorpel. Am spätesten entwickelt sich der Knorpel der Epiglottis (Rathke). Bei dieser, den Santorinischen und Wrisberg'schen Knorpeln zerspaltet sich sehr frühzeitig ohne vorausgehende Kernbildung die Grundsubstanz in eine große Menge unter einander verfilzter, derber und steifer Fasern, die keine glatten, sondern rauhe Ränder und eine Breite besitzen, welche der der Bindegewebfasern ziemlich nahe kommt.

Keineswegs ist es die Cartilago thyreoidea allein, wie häufig angegeben wird, welche Fasern in ihrer Grundsubstanz entwickelt, deren Auftreten in Verbindung mit einer Fettumwandlung der Knorpelzellenkerne der Kalkincrustation voraufgeht, vielmehr zeigt dasselbe auch der Ringknorpel, wenn auch in dem Maaß seltner und spärlicher, als seine Verknöcherung überhaupt bei Weitem nicht so häufig und nicht in der Ausdehnung angetroffen wird, als dies dort der Fall ist.

Bei dem Schildknorpel ist der hintere Rand beiderseits der hauptsächlichste Heerd für die Kalkablagerung, wobei untere und obere Hörner gleich

Digitized by Google

häufig in diesen Proceß hereingezogen angetroffen werden. Auch bei dem Ringknorpel trifft man vielfach symmetrisch rechts und links, und meist in der Nähe der hinteren Platte kleinere oder größere Knochenkerne, sowie zerstreute kleine Knochenkerne um den Gelenkwulst herum; bei den Gießbeckenknorpeln endlich sind es vor Allem der Basaltheil und die Achse, welche mit Kalksalzen imprägnirt gefunden wird.

Die Zeit des Eintritts solcher Gewebsveränderung ist individuell sehr verschieden; ich habe bei Individuen aus der ersten Hälfte der Zwanziger schon beträchtliche Verknöcherungen angetroffen und keinen einzigen Kehlkopf (unter circa 50) von Leuten aus den vierziger Jahren und darüber, welcher ganz frei davon gewesen wäre.

Man kann bei den verschiedenen Kehlköpfen die verschiedensten Grade der Verknöcherung finden. Bald macht sich bloß eine Kalkanhäufung an der Peripherie der Knorpelhöhlen geltend, wobei diese mit sehr dunklen, verzerrten Contouren erscheinen, bald läßt sich der den eigentlichen Knochen charakterisirende lamellöse Bau mit der Anlage großer, röhrenförmiger und verzweigter Canäle nicht mehr verkennen. Ferner findet man bald die Entwickelung eines sehr lockeren blutreichen spongiösen Gewebes, bald endlich die Ausbildung einer so compacten Masse, wie das Cäment oder das Felsenbein zeigt, was ich einige Male an dem kleinen Schildknorpelhorn beobachtet habe.

B. In chemischer Beziehung.

Die organischen Bestandtheile, welche nicht unbeträchtliche Mengen in dem Knorpelgerüste des Kehlkopfes ausmachen und hauptsächlich aus einer Masse bestehen, welche sich durch anhaltendes Kochen in Chondrin verwandelt, kennen wir in ihrem ursprünglichen Verhalten und ihren physikalischen Eigenschaften zu wenig, als daß wir die des ganzen Knorpels in bestimmter Weise damit in Zusammenhang bringen könnten. Mehr Anhaltspunkte gewährt der Wasser- und Aschengehalt, auf welchen deshalb bei den Analysen vor Allem Rücksicht zu nehmen war.

Wir schicken die Ergebnisse der chemischen Untersuchung voran, und ordnen sie erstens nach dem Wassergehalt, zweitens nach dem Aschengehalt des Schildknorpels.

I. Tabelle.

Alter und Geschlecht der Leiche.	100 Theile enthielten Wasser: Schildknorpel	Ringknorpel	Procentischer Mehrgehalt des Ringknorpels an Wasser.
64 J. männl.	51,4	60,8	9,4
60 » »	59,2	67,6	8,4
50 » »	61,01	68,10	7,09
24 » weibl.	64,1	71,5	7,4
24 » »	67,8	74,1	6,3
19 » »	68,8	73,8	5,0
27 » männl.	70,2	74,8	4,6
9 » weibl.	71,9	78,3	6,4

Digitized by Google

In der frühen Jugend sind die löslichen Salze in beiden Knorpeln überwiegend, am meisten jedoch im Schildknorpel, welcher zu dieser Zeit weniger als halb mal soviel Asche führt als der Ringknorpel. Dieses Vorwalten der in Wasser löslichen Salze dauert in dem Ringknorpel noch lange fort, während in dem Schildknorpel dieses Verhältniß sich bereits umgekehrt hat; ja, in jenem sieht man die Zunahme der in Wasser löslichen Salze progressiv eine Zeit lang fortschreiten, während zugleich der Wassergehalt abnimmt. Sind endlich in dem Ringknorpel die unlöslichen Aschenbestandtheile auch überwiegend geworden, so ist dies hier doch nie in dem hohen Grad der Fall als bei dem Schildknorpel.

II. Tabelle.

Alter und Geschlecht.	100 Theile getrockneter Substanz vom Schildknorpel enthielten: Gesammtasche.	davon in Wasser: lösliche	unlösliche Salzprocente.	mehr unlösliche als lösliche.
64 J. männl.	35	6,9	93,1	86,2
50 » »	21,6	16,5	83,5	67,0
24 » weibl.	11,4	30,9	69,1	38,2
24 » »	19,8			
19 » »	9,4	34,9	65,1	30,2
27 » männl.	7,19			
				mehr lösliche als unlösliche
9 » weibl.	5,2	88,2	11,8	76,4

Alter und Geschlecht.	100 Theile getrockneter Substanz vom Ringknorpel enthielten: Gesammtasche.	davon im Wasser: lösliche	unlösliche Salzprocente.	mehr unlösliche als lösliche.
64 J. männl.	11,8	15,3	84,7	69,4
50 « »	18,8	26,8	73,2	46,4
				mehr lösliche als unlösliche
24 » weibl.	6	71,4		
24 » »	9,8		28,6	42,8
19 » »	4,84	67,7	32,3	35,4
27 » männl.	9	55,3	44,7	10,6
9 » weibl.	12,05	58,0	41,2	16,8

Vergleicht man beide Tabellen mit einander, so findet man für den

Digitized by Google

Schildknorpel, daß genau mit der Wasserabnahme die Aschenbestandtheile zunehmen. Bei dem Ringknorpel, welcher mit zwei Ausnahmen (27jähriger Mann und 9jähriges Kind) beträchtlich weniger Asche gab, findet dies dagegen nicht statt, indem die Gewichtsprocente in der ganzen Reihe auf- und abschwanken. — Weiter unterscheidet sich der Schildknorpel vom Ringknorpel darin, daß (mit Ausnahme des Kehlkopfs eines 9jährigen Kindes) bei jenem eine mit dem Gesammtgewicht der Asche zunehmende Differenz zu Gunsten der in Wasser unlöslichen Salze angetroffen wird, während bei dem Ringknorpel auch bei geringer Gesammtmasse der Asche eine größere Menge in Wasser unlöslicher Salze angetroffen werden kann, wie andererseits, was beim Schildknorpel nicht vorkommt, die löslichen Salze ein außerordentliches Uebergewicht über die unlöslichen gewinnen: ein Verhältniß, welches sich eher an den procentischen Mehrgehalt an Wasser als an die procentischen Aschenmengen des Ringknorpels im Ganzen anlehnt.

Daß alles dies mit dem fortschreitenden Verknöcherungsproceß Hand in Hand geht, bedarf keiner Erwähnung. Wir bekommen aber aus dem Zusammenhalten beider Tabellen einen Ueberblick über die mit diesem Proceß verknüpften chemischen Umwandlungen in der Knorpelsubstanz des Kehlkopfs überhaupt: Wir sehen nämlich eine stetige Wasserabnahme mit wachsender Zunahme von in Wasser löslichen Salzen ohne nothwendig gleichen Schritt haltende Salzzunahme überhaupt: später gewinnen unter steigender Wasserarmuth und Salzzunahme im Ganzen die in Wasser unlöslichen Salze bei Weitem das Uebergewicht.

Die Salze, welche gefunden werden, wenn der Verknöcherungsproceß nahezu seine höchste Höhe erreicht hat, wurden an dem Kehlkopf eines 64jährigen Greises bestimmt, ebenso organische Verbindungen und Salze eines vollkommen unverknöcherten Kehlkopfs eines 24jährigen Mädchens: die Analyse ergab Folgendes:

	Schildknorpel des 64jährigen Greises.	Ringknorpel des 64jährigen Greises.	Schildknorpel des 24jährigen Mädchens.
Organische Substanzen	65,00	80,62	83,45
Phosphorsaurer Kalk ($3\,CaPO_3$)	26,94	13,98	10,68
Schwefelsaurer Kalk	0	0	1,59
Kohlensaurer Kalk	5,75	3,37	1,50
Phosphorsaure Magnesia ($3\,MgPO_3$)	0,31	0,72	0,28
Natronsalze ($NaCl + NaSO_3$)	1,97	1,31	2,34

C. In physikalischer Beziehung.

Daß die physikalischen Eigenschaften sich je nach den chemischen und histologischen Veränderungen der Knorpelsubstanz mit verändern werden, läßt sich bei diesem wie bei allen Geweben des Organismus voraussetzen. Wenn man von dem Wassergehalt einer organischen Substanz, von ihrem Gehalt an in Wasser unlöslichen Salzen ihre Biegsamkeit oder Sprödigkeit und Elasticität abhängig hält, so hat man dazu ein gewisses Recht, nur darf man die Structur-Verhältnisse über den chemischen nicht vergessen. Eine

Digitized by Google

Mechanik der Elementartheile haben wir noch nicht, und so sind wir genöthigt, jene in ihrem Einfluß auf die physikalischen Eigenschaften der Körper vorzugsweise zu würdigen.

Das absolute Gewicht, welches einerseits abhängig ist von der Größe des Knorpels, andererseits von der Natur der Massentheile, schwankte bei den analysirten Kehlköpfen in folgender Weise:

Alter und Geschlecht der Leiche.	Gewicht in Grammen.		Summe beider.
	Schildknorpel.	Ringknorpel.	
64 J. männl.	9,370	6,825	16,195
60 » »	8,000	4,494	12,494
27 » »	7,530	5,006	12,536
50 » »	5.535	2,885	8,420
24 » weibl.	3,4770	2,7995	6,2765
24 » »	3,787	3,666	7,453
19 » »	3,500	2,440	5,940
9 » »	1,169	0,650	1,819

Die relativen Gewichtsverhältnisse beider Knorpel zu einander schwanken innerhalb des Verhältnisses 1:2; setzt man das Gewicht des Ringknorpels = 1, so verhalten sich die Gewichte der Schildknorpel der Reihe nach wie folgt: 1,36; 1,78; 1,50; 1,91; 1,24; 1,03; 1,43; 1,70.

Das specifische Gewicht ist nur von zweien bestimmt worden: es betrug bei einem fast ganz verknöcherten Stück des Schildknorpels eines Fünfzigers 1,25, und bei einem verknöcherten Stück seines Ringknorpels: 1,20. Zweitens hatte reine, nicht verknöcherte Knorpelsubstanz des Schildknorpels das specifische Gewicht: 1,103, die des Ringknorpels desselben Individuums (eines 28jährigen Mädchens) 1,06.

Es kann also das Material des Kehlkopf-Gerüstes, wenn es, wie bei dem Greis so häufig, fast durch seine ganze Masse verknöchert angetroffen wird, nahezu die Dichtigkeit von Ebenholz (1,226) oder altem Eichenholz (1,170) gewinnen, während es ursprünglich mit der des Bernsteines (1,078) (als Mittelwerth) nahe übereinkommt.

In Betreff der Cohäsion der Knorpelsubstanz habe ich einige Versuche angestellt, um den Unterschied des verknöcherten und unverknöcherten Gewebes in dieser Beziehung zu prüfen. Die Methode, welche bei dem verknöcherten Schild- und Ringknorpel eines 50jährigen Mannes eingeschlagen wurde, war folgende:

Das zu zerbrechende Stück wurde frisch präparirt, aller Häute vollkommen entblößt, und in einem Schraubstock festgeklemmt mit der Vorsicht, daß das Gewebe nicht durch Quetschung verletzt wurde. 10 Centimeter betrug vom horizontalen Tisch an gerechnet die Höhe des Schraubstockes. Ihm gegenüber in einer Entfernung von 41 Centimetern war an den Rand des Tisches eine starke, aber sehr fein laufende Rolle eingeschraubt, deren Gipfelpunkt vom Tische 5,5 Centimeter entfernt war. Das obere Ende des zu untersuchenden Stückes wurde mittelst Schrauben zwischen zwei 3—4 Millimeter breiten sehr starken Metallstreifen festgeklemmt, von deren Mitte aus eine Stahlsaite über die Rolle weg lief, und welche jenseits derselben eine Wagschale von 173 Grammen Gewicht trug. Indem die Länge des Stückes zwi-

Digitized by Google

schen den beiden geklemmten Stellen bestimmt worden war, konnte mit Hülfe der übrigen Daten der Winkel berechnet werden, unter welchem der Zug stattgefunden hatte, wenn die Wagschale nach und nach mit Gewichten belastet wurde.

Das Gewicht, welches nöthig war, ein Stück Schildknorpel von 3,168 Quadratcentimeter Querschnitt bei senkrechtem Zug abzureißen, betrug 2111,11 Gramme, und das, welches ein Stück des Ringknorpels von 8,0 Quadratcentimeter Fläche hiezu erforderte: 1820 Gramme. Daraus ergiebt sich (1 Quadratmillimeter Querschnitt und 1 Kilogramm als Einheiten genommen) eine absolute Festigkeit des Schildknorpels $F = 6{,}656$.

In gleicher Weise wurde an Schild- und Ringknorpel eines 28jährigen weiblichen Individuums experimentirt. Beide Knorpelstücke waren ganz frei von jeder Kalkablagerung; die absolute Festigkeit F bei dem Schildknorpel entsprach 6,764, bei dem Ringknorpel 4,337.

Bei den ganz verknöcherten Stücken war nur ganz kurz vor dem Abbrechen eine mit der Belastung zunehmende Biegung von sehr geringem Umfang wahrzunehmen; anders dagegen verhielten sich die unverknöcherten Knorpelstücke. Die dabei gewonnenen Data geben zugleich Anhaltspunkte für die Beurtheilung der in diesen Massen wirksamen elastischen Kräfte.

Es war eine feine Nadel in das obere Ende des Knorpels eingeführt, und jene bewegte sich, während in der oben erwähnten Weise der Knorpel durch aufgelegte Gewichte mehr und mehr der Fläche nach und der natürlichen Krümmung entgegen gebogen wurde, vor einem Gradbogen vorbei. Das Gewicht der Wagschale betrug 61,4 Gramm; der Gang der Nadel war folgender:

Belastung der Wagschale.	Stand der Nadel.		Belastung der Wagschale.	Stand der Nadel.	
	Cart. thyreoid.	Cart cricoid		Cart. thyreoid.	Cart. cricoid.
0	0°	0°	0	10°	2°
50 Gramm.	4°	5°	200	2°	17°
0	0°	0°	0		5°
100 Gramm.	6°	9°	250		21°
150 Gramm.		13°	0		7°
			300		25°
			0		10°
			500		37°
			0		17°

Belastung der Wagschale.	Stand der Nadel.	
	Cart. thyreoid.	Cart. cricoid.
550		41°
562*)	13°	45°
1686	23°	57°

*) Anfang des Reißens der Cart. cricoidea.

Die rein präparirte Knorpelsubstanz der Cartilago thyreoidea zeigt

Digitized by Google

demnach im Vergleich zu der der Cartilago cricoidea eine viel geringere Biegsamkeit, was sich mehr und mehr bemerklich macht, je größere Lasten aufgelegt werden; zugleich besitzt sie auch eine vollkommnere Elasticität; denn nach einer Belastung mit 200 Grammen ist bei ihr nur eine 2 Graden entsprechende bleibende Biegung entstanden, während dieselbe bei der Cartilago cricoidea in demselben Falle 5° beträgt.

Von 50 Grammen Belastung an wird constant der Ringknorpel um 4° mehr bei jeden neuen 50 Grammen gebogen, der Schildknorpel dagegen nur um 2°. Bei dem Maximum der Belastung ist der Schildknorpel noch nicht halb so stark gebogen als der Ringknorpel.

In akustischer Beziehung war hier die Frage zu erledigen, ob die Knorpelsubstanz als solche eine beträchtliche Resonanzfähigkeit habe; ob sich zwischen verknöcherten und nicht verknöcherten Massen ein Unterschied auffinden lasse, oder ob alles das, was man auf Rechnung dieser Eigenschaft bisher gebracht hat, vielmehr Folgewirkung der Form und weniger des Materials ist.

Die Art und Weise, wie hierüber experimentirt wurde, war folgende. Auf einer ganz weichen Unterlage von Polstern ruhte mit ihren beiden Endpunkten eine schmale Latte. Nahe dem einen Ende befand sich, auf ein paar dünnen, über ein kleines Pappkästchen gespannten Fäden liegend, eine Taschenuhr mit sehr lautem Gange. Das Kästchen mit der Uhr stand auf einem mit Filz bedeckten Strohkranz, und dieser selbst in einem nach vorn geöffneten, oben mit Wollenzeug gedeckten Cylinder von Pappe. In einiger Entfernung davon hing an einem Wollfaden eine zweite Uhr mit leisem Gang. Unweit von dieser stand unbeweglich eine kleine Vorrichtung, ein Brett mit einem Loch, welches trichterförmig endigte; indem an seine Mündung das Ohr angelegt wurde, war ein für allemal dessen Stellung und Entfernung von der Uhr fixirt. Die Uhr mit dem leiseren Gange wurde zuerst soweit von der mit dem lauteren Gange abgerückt, bis der Gang der Uhren gleich laut gehört wurde. Die Entfernung beider konnte an der Theilung der Latte unmittelbar abgelesen werden. Nun wurden gleich große Stücke verschiedenen Materials (Holz, Glas, Metall, Knorpeln, Knochen ꝛc.) unter die Uhr mit dem lauteren Gange gelegt, und wenn diese von dem ursprünglichen Standort des Ohres aus besser vernommen wurde, so verrückte man die andere so weit, bis die Intensität des Schalles beider Uhren wieder gleich erschien. Die Größe der nothwendigen Verrückung gab dann ein relatives Maaß für die Resonanzfähigkeit der angewendeten Substanzen. Daß alle Versuche Nachts gemacht wurden, braucht keiner Erwähnung; denn die vielfachen Geräusche bei Tag hätten alle Resultate vollkommen unsicher gemacht.

Die ersten Versuche bestanden darin, daß man sich über die möglichen Fehlergrenzen Aufschluß verschaffte. Ich experimentirte mit zwei Assistenten, und es ergab sich, daß bei uns Allen die Grenze, innerhalb welcher wir die eine Uhr verrücken konnten, ohne eine Differenz wahrzunehmen, in dem Raum von nur 3 Zoll gelegen war, während die Entfernung beider Uhren von einander oft über 10′ betrug.

Zu Anfang der Versuche war die eine Uhr 330 Centimeter vom Ohrpunkt entfernt, die andere 200 Centimeter. Die Intensitäten beider Uhren, nämlich die der entfernteren zu der der näheren, verhielten sich demnach wie $330^2 : 200^2 = 108900 : 40000 = 1 : 0{,}36$. Je nachdem die entferntere und an ihrem Orte verbleibende Uhr in der angegebenen Weise auf verschie-

Digitized by Google

dene Subſtanzen gelagert wurde, änderte ſich dieſes Verhältniß der Intenſität beider Uhren in folgender Weiſe:

Entfernung beider Uhren, wenn ſie gleich laut gehört wurden, in Centimetern.	Bedingungen, welche dieſe beſtimmte Entfernung nothwendig machten.	Differenz zwiſchen der urſprünglichen und neuen Entfernung in Procenten jener.	Verhältniß der Schall-Intenſität der vom Ohr entfernteren und an ihrem Ort verbleibenden zu der anderen. Die Intenſität jener = 1 geſetzt.
130	Beide Uhren ſchweben in der Luft.	0	1 : 0,36
160	Die entferntere Uhr auf Glas von 28 Mill. Länge, 17 Mill. Breite und 1 Mill. Dicke gelagert.	+ 23%	1 : 0,26
158	Die entferntere Uhr auf ein genau gleich großes Stück Kupferblech gelagert.	+ 22%	1 : 0,27
136	Jene Uhr auf ein gleich großes Brettchen gelagert.	+ 2%	1 : 0,33
130	Ein gleich großes Stück Kohle untergelagert.	0	1 : 0,36
123	Ein gleich großes Stück vulkaniſirten Kautſchuks untergelagert.	— 6%	1 : 0,39
124	Die entferntere Uhr liegt mit der geringſten Summe von Berührungspunkten auf einem friſchen, unverknöcherten halben Schildknorpel eines 21jähr. Mädchens.	— 5%	1 : 0,38
110	Die entferntere Uhr liegt mit der größten Summe von Berührungspunkten auf denſelbem Schildknorpel.	— 16%	1 : 0,44
121	Die entferntere Uhr liegt mit der geringſten Anzahl von Berührungspunkten auf einem friſchen, ſtark verknöcherten halben Schildknorpel eines Dreißigers.	— 7%	1 : 0,4
110	Die entferntere Uhr liegt mit der größten Anzahl von Berührungspunkten auf demſelben Schildknorpel.	— 16%	1 : 0,44

Digitized by Google

Die wichtigste Folgerung, welche sich hieraus ergiebt, ist die, daß die Knorpeltheile des Kehlkopfes, mögen sie verknöchert sein oder nicht, die Schwingungen fester Körper vermindern, und um so mehr vermindern, je größer die Summe der Berührungspunkte beider wird. Wenn nun die Stimmbänder das ursprünglich Tönende im Kehlkopf sind, so könnten hiernach deren Tonschwingungen durch diese Theile nicht nur nicht verstärkt, sondern nur geschwächt werden. Da nun offenbar die Stimmbänder stärker tönen, wenn sie im Kehlkopf gelassen, als wenn sie isolirt angesprochen werden, so kann diese Verstärkung nicht auf Rechnung der Resonanz der von den Stimmbändern direct ausgehenden Schwingungen gebracht werden, wie etwa eine Stimmgabel lauter tönt, wenn sie auf dem Tisch aufgestemmt, als wenn sie in freier Luft gehalten wird, sondern die Schallverstärkung hängt *erstens* von der *Reflexion der Wellen ab, welche von den Stimmbändern der Luft im Kehlkopfraum* übermacht worden sind, wobei denn natürlich die Configuration der den Luftraum begrenzenden Theile und deren Beschaffenheit eine sehr wichtige Rolle spielt. Kann man ja auch durch einen Streifen ungespannten Kautschuk, welcher, wie oben gezeigt wurde, die Schwingungen fester Körper ebenso stark dämpft wie die Knorpelsubstanz, hohe Töne von Kautschuk-Zungen bis zum unleidlich Schrillenden steigern, wenn man diesen Streifen zu einem seitlich zusammengedrückten, oben sehr verengten Trichter über den schwingenden Zungen faltet.

Auch wird sich uns weiter unten noch eine *zweite* Möglichkeit für die Erklärung der Schallverstärkung durch die Kehlkopftheile eröffnen, ohne daß wir an der unter jenen Bedingungen unseres Experimentes sich kund gebenden dämpfenden Wirkung *derselben* Theile zweifelhaft werden müßten. (Cf. III. 2. B.)

Es schien mir behufs mikroskopischer Untersuchungen (Messungen) und physikalischer Experimente nöthig, Aufschluß darüber zu bekommen, ob Austrocknen und Wiederaufweichen der Substanz des Knorpels so wesentliche Veränderungen hervorzurufen im Stande wären, daß nach dem vollkommenen Wiederaufweichen dennoch gewisse Eigenschaften müßten verschwunden sein, welche an dem frischen Knorpel gefunden werden konnten.

Die im Wasserbad getrockneten zerstückelten Knorpel blieben, nachdem sie gewogen waren, 24 Stunden im Wasser liegen; dann wurden sie aufs Neue gewogen und das, was vom Wasser konnte in jener Zeit aufgelöst worden sein, ward durch Abdampfen, Trocknen und Wiegen gewonnen und zu dem Gewicht des aufgeweichten Knorpels addirt.

Stellt man nun die Resultate zusammen, wobei *S* Schildknorpel, *R* Ringknorpel bedeutet, so gewinnt man folgende Uebersicht, in welcher die zweite Reihe die Differenz in Gewichtsprocenten zwischen dem Wassergehalt im frischen und wieder aufgeweichten Zustand angiebt. In allen Fällen war hierbei weniger Wasser innerhalb 24 Stunden aufgenommen, als die Substanz beim Trocknen verloren hatte.

Digitized by Google

	Differenz.	Alter.	Gesammtasche.	Wasser der frischen Substanz.	In Wasser lösliche Salze.	In Wasser unlösliche Salze.
S	3,31	50	21,6	61,01	16,5	83,5
R	4,6	60	26	67,6	14,5	85,5
R	4,6	19	4,84	73,8	67,7	32,3
R	5,7	50	18,8	68,1	26,8	73,2
S	6.1	24	11,4	67.8	30,9	69,1
S	6,5	19	9,4	68,8	34,4	65,1
R	6,9	27	9	74,8	55,3	44,7
S	7,2	64	35	51,4	6,9	93,1
R	9,2	24	6	74,1	71,4	28,6
S	12,3	60	37,8	59,2	29,5	70,5
R	13,4	64	11,8	60,8	15,3	84,7
S	14,3	27	7,19	76,6	70,9	29,1

Hieraus geht hervor, daß diese Differenz weder in eine Relation mit dem ganzen Aschengehalt, noch mit den in Wasser löslichen oder darin unlöslichen, noch auch mit dem ursprünglichen Wassergehalt gebracht werden kann, so daß also die Schuld dieser Differenz ganz allein auf die organischen Bestandtheile, und zwar nicht in so fern sie als Massen, sondern als Gewebe auftreten, gewälzt werden muß, woraus zu schließen ist, daß dieselben durch das Austrocknen in einer Weise verändert werden, welche eine geringere Imbibitionsfähigkeit nach sich zieht, ein Ergebniß, welches uns warnt, ausgetrocknete und aufgeweichte Substanzen zu Experimenten über die physikalischen Eigenschaften auch dann anzuwenden, wenn man nicht eben viele oder gar keine coagulablen Bestandtheile vorauszusetzen hätte.

2. Das elastische Fasergerüste des Kehlkopfes.

Seit Lauth[1]) weiß man, daß das elastische Gewebe im Kehlkopf eine außerordentlich weite Verbreitung hat. Nach ihm entspringt die größte Portion zwischen der Insertion der Musculi thyreoarytaenoidei von der unteren Hälfte des Schildknorpelwinkels, von wo aus die Fasern nach abwärts, schief rückwärts und selbst aufwärts ausstrahlen, eine continuirliche, am ganzen oberen Rand des Ringknorpels mit Ausnahme der Gelenkfläche sich ausbreitende Membran darstellend. An der Einlenkungsstelle der Cartilagines arytaenoideae befestigen sich die Fasern an die vordere Ecke der Basis dieser Knorpel (vordere Portion des Kapselbandes; cf. unten) und an ihre vordere Kante. Das Ligamentum cricothyreoideum medium und die Ligamenta vocalia werden als drei Verstärkungsbündel dieser Membran angesehen, welche sich dann weiter in die oberen Stimmbänder und in die Wandung des Morgagnischen Ventrikels fortsetzt. Auch das Ligamentum hyothyreoideum laterale, thyreo-epiglotticum, hyo- und glosso-epiglotticum und das Kapselband des Gießbeckengelenkes führen elastische Fasern.

An ihren Verästelungen, ihrem Verhalten gegen Essigsäure sind diese Fasern leicht kenntlich. Ihre Breite schwankt zwischen 0,0015‴ und 0,0038‴. Die an dem Kehlkopf eines 28jährigen weiblichen Individuums angestellten

[1]) Müller's Archiv. 1836

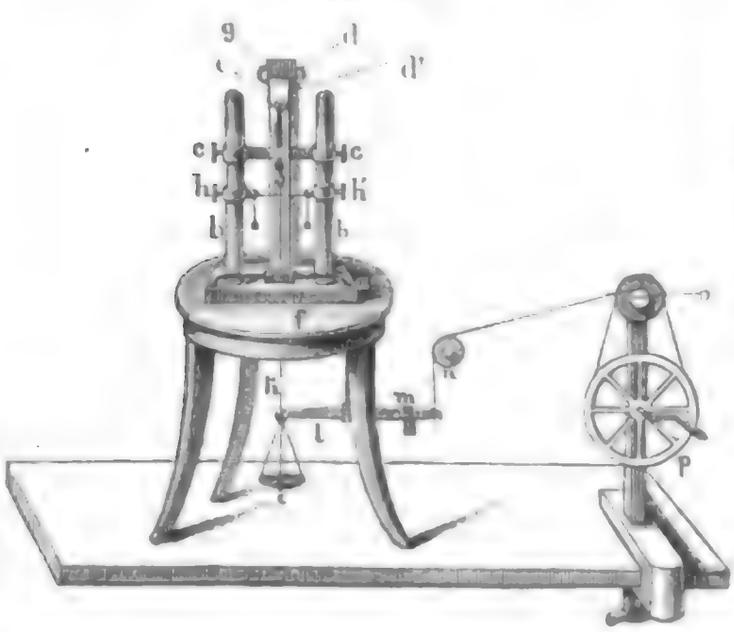
Messungen ergaben folgende Zahlenwerthe: Im äußersten Stimmbandrand haben die Stammfasern größtentheils eine Breite von 0,0018‴—0,002‴, die Reiser die von 0,0015‴; weiter nach innen kommen viele Fasern von 0,0035‴ Breite vor. Das elastische Stratum auf der Innenfläche des Schildknorpels zeigt eine Faserbreite von 0,0020‴. Die elastischen Fasern im Ligamentum cricothyreoideum halten eine Breite von 0,0025‴—0,0038‴.

Das ganze Fasergerüste zeichnet sich dadurch aus, daß es wie das elastische Gewebe anderer Organe ebenfalls auf Zusatz von Zucker und Schwefelsäure nicht violett gefärbt wird; es ist auch im Kehlkopf nicht isolirt anzutreffen, sondern gleichsam eingezettelt in ein Stratum von Bindegewebsfibrillen und Kernfasern, von welchen es durch Kalilauge und Essigsäure getrennt werden kann. 60stündiges Kochen (Schulze), ja selbst eine 30stündige Temperatur von 160° im Papinianischen Topf geben immer noch keine Flüssigkeit, welche einer Leim- oder Chondrinsolution in chemischer Beziehung gliche. Donders und Mulder[1]) fanden die elastischen Fasern vollkommen unzugänglich für die kalte Essigsäure; in kochender dagegen nach einigen Tagen löslich; löslich ferner in verdünnter, erwärmter Salzsäure, wobei sie sich braun färbten, weiter in Salpetersäure unter Bildung der Xantoproteinsäure. In Kalilauge werden sie erst bei tagelang fortgesetzter Erwärmung in eine gallertartige Masse aufgelöst. So viel, oder so wenig vielmehr, wissen wir bis jetzt über dieses Gewebe, aus dessen elementaranalytischer Untersuchung sich ebenfalls noch keine Einsicht in seine wahre Natur hat gewinnen lassen.

In physikalischer Beziehung hat eine Eigenschaft, welche ihm auch seinen Namen gab, nämlich die Elasticität, zuerst Berücksichtigung zu finden, und ich schicke einige der an Kehlkopfbändern gemachten Beobachtungen voraus.

Von dem Kehlkopf eines 28jährigen weiblichen Individuums wurde ein 7,8 Millimeter langes, 3,5 Millimeter breites und 1,1 Millimeter dickes Stück des Ligamentum cricothyreoideum zum Versuch verwendet. Den Apparat, dessen ich mich zu diesen und ähnlichen Messungen bediente, hatte ich folgendermaßen von unserem trefflichen Mechanikus Greiner construiren lassen (Fig. 98). Ein in der Mitte durchbohrter Fuß *a* trägt zwei Säulen *b b*, welche oben durch ein auf- und abschiebbares in beliebiger Höhe festschraubbares Querholz *c c* verbunden sind. Durch das Querholz geht eine lange Schraube *e* von Messing, welche unten einen starken beweglichen Haken trägt. Die zwei weiteren wichtigsten Theile des Apparates sind: ein $^3/_4$″ breiter Glasstreifen *d* mit eingebrannter genauer Theilung in halbe Millimeter 32 Centimeter hoch, und ein ebenso breiter Streifen belegtes Spiegelglas *d'*. Beide hintereinander stehende

Fig. 98.

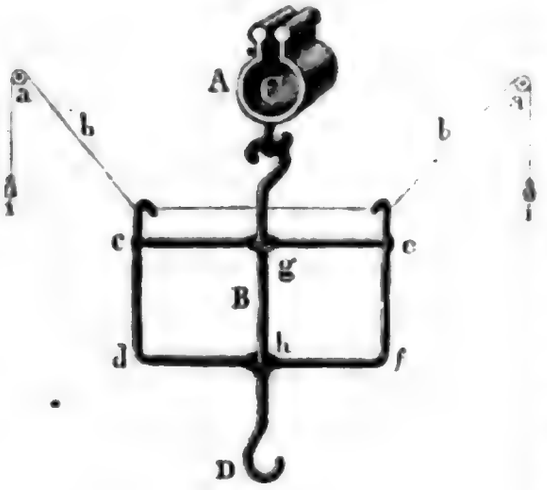


[1]) Mulder's physiolog. Chemie, S. 594.

Digitized by Google

Gläser sind oben und unten in Messing gefaßt. Unten läuft die Fassung in einem Bügel *f* von starkem Messingdraht, so daß der Glasstreifen zwischen den beiden Säulen von rechts nach links und umgekehrt hin und her geschoben werden kann. Gleichzeitig läßt sich jedes Glas von dem anderen entfernen oder ganz zurückschlagen. Dieses geschieht, wenn man die zu untersuchenden Gegenstände an dem Haken aufhängen will, um hierbei nicht durch die Enge des Raumes behindert zu sein. Die Gegenstände selbst werden mittelst Klemmschrauben befestigt (Fig. 99); die eine wird an dem Messinghaken aufgehängt, an die untere kommt eine Schnur, welche durch das Loch im Piedestal des Apparates und durch den Tisch geht, auf dem der Apparat steht, und welche eine Wagschale (Fig. 98 *i*) trägt, auf welche die Gewichte gelegt werden. Ist soweit Alles vorbereitet, so werden die beiden Glasstreifen senkrecht aufgerichtet, und in ihrer parallelen Stellung durch starke Messingbügel (Fig. 98 *g*) an ihrer oberen Fassung erhalten. Jetzt befindet sich das zu untersuchende Object zwischen beiden Glasstreifen. Die Scala steht dem Fenster gegenüber; zwischen diesem und jener steht der Beobachter und nun kann die Ablesung mit vollkommener Vermeidung der Parallaxe geschehen, wenn man dafür sorgt, daß Theilstrich und Faden mit einem Auge immer nur einmal gesehen, d. h. das Spiegelbild durch das Object vollkommen gedeckt wird.

Fig. 99.



Die Beobachtung der durch die Gewichte hervorgerufenen Dehnungen geschieht auf folgende Weise: *h* und *h'* in Fig. 98 sind festschraubbare Bügel, welche je ein äußerst feines, aus einer Nähnadel gemachtes, Röllchen (Fig. 99 *a a*) tragen; über dieses Röllchen läuft zwischen den beiden Glasstreifen (Fig. 98 *d* und *d'*) hindurch ein Faden roher Seide (Fig. 99 *b b*). Auf diesen Faden wird das aus feinem Messingdraht gebogene Parallelogramm *c d e f* aufgehängt, welches bei *g* und *h* zwei Oesen hat. Die Gewichtchen *i i* balanciren genau dieses Parallelogramm. Durch die Oesen geht der starke Haken *B*, welcher bei *h* oberhalb und unterhalb des Drahtes *d f* eine Auftreibung hat. Der Haken *B* hängt in dem Haken der unteren Klemmschraube *A*. Diese ist so construirt, daß erstens wegen der kleinen Cylinder, zwischen welche das Object geklemmt wird, kein Einschneiden stattfindet, zweitens daß in ihren Hohlraum *C* ein Stück Knorpel ꝛc. noch aufgenommen werden kann, wenn man das Stimmband nicht von seiner natürlichen Befestigung trennen will. Wird jetzt durch angehängte Gewichte von *D* her an dem elastischen Körper gezogen, so geht das Drahtparallelogramm mit herunter. Bei einer etwaigen Torsion des elastischen Körpers kann sich der Haken *B* in den Oesen des Parallelogramms frei drehen, ohne es mitzudrehen, weshalb dieses in seiner ursprünglichen Ebene senkrecht herabgehend verbleibt. Dabei zieht es den Faden *b b* parallel mit seiner Grundlinie herab, so daß also dieser auch immer parallel den Theilstrichen der Scala (Fig. 98 *d*) herabbewegt wird.

An dem oben bezeichneten Stück des Ligamentum cricothyreoideum

riefen die ersten Belastungen bis zu 10 Grammen die stärkste Ausdehnung hervor, nämlich 12,8 Proc. der ganzen Länge. Die nächsten 10 Gramme dehnten nicht weiter aus; jede weiteren 10 Gramme aber bis zu einer Belastung mit 200 Grammen je um 0,81 Proc.; von da ab jede weiteren 10 Gramme bis zu einer Belastung mit 500 Grammen nur um 0,203 Proc. der ganzen Länge.

Das zum Zerreißen des Bandstückes von 5,7 Millimeter Länge, 5 Millimeter Breite und 1,1 Millimeter Dicke nöthige Gewicht war 2671 Gramme; somit betrug die absolute Festigkeit für 1 □ Millimeter Querschnitt nach der Formel $\frac{2\,l\,.\,P}{b\,d^2}$ (wobei l = Länge, P = beobachtetes Rißgewicht, b = Breite, d = Dicke): 7,18 Kilogrammmillimeter. Hieraus erklärt sich, woher es kam, daß mir mehrmal der Knorpel, an welchem ich das Band aufgehängt hatte, früher riß als das an ihm angewachsene Band. — Jenes Bandstück war von der Leiche eines 32jährigen Mannes; es ist interessant zu sehen, um wie viel kleiner der Festigkeitsmodulus für dasselbe Band bei einem weiblichen Individuum ist; hier war $\frac{2\,lP}{b\,d^2} = \frac{15{,}6\,.\,1016}{4{,}235} = 3{,}1$. Der Festigkeitsmodulus war also bei diesem 28jährigen Mädchen um mehr als die Hälfte kleiner. Der Elasticitätsmodulus E für ein Quadratmillimeter Querschnitt, berechnet nach der Formel $E = \frac{Pl}{F\lambda}$ (wobei P das beobachtete Gewicht ist, welches den Körper von seiner anfänglichen Länge l auf die Länge λ bei dem Querschnitt F gebracht hat) ist, da die Ausdehnung nicht proportional der Belastung wächst, nicht gleich; bei einer Belastung mit 10 Grammen, welche eine Verlängerung von 12,8 Proc. hervorgerufen hat, ist er = 202,9; bei einer Belastung mit 500 Grammen, welche ihn noch nicht über die Elasticitätsgrenze hinaus ausgedehnt hatte, ist E = 289,9.

Bis zu einer Belastung mit 100 Grammen wächst die Ausdehnung ziemlich genau jener proportional; setzt man voraus, daß sich das Band ganz proportional ausdehnte, so würde seine Verlängerung bei 100 Grammen Belastung 34,5 Proc. betragen; die Beobachtung dagegen ergab nur 32 Proc. Bei den weiteren Belastungen verwischt sich diese annähernde Proportionalität immer mehr.

Vergleicht man hiermit den elastischen Stimmbandrand, so erlangt man folgende Resultate: Der Querschnitt betrug 4,5 Quadratmillimeter; die ursprüngliche Länge war 15 Millimeter; das Maximum, zu welchem das Stimmband zwischen seiner natürlichen Befestigung durch Vor- und Abwärtsziehen des Schildknorpels und Rückwärtsziehen des Gießbeckenknorpels verlängert werden konnte, betrug 5 Millimeter; die Länge in diesem Fall also 20 Millimeter. Die Ablesung geschah zweimal, indem nämlich zuerst immer mehr Gewichte bis zu 1062 Grammen aufgelegt wurden, und dann wieder von 0 Belastung an bis zum Rißgewicht in gleicher Weise die Belastung vermehrt wurde, wobei die Zahlen vollkommen übereinstimmten. Das Band wurde von Zeit zu Zeit mit einem Pinsel angefeuchtet, da der Versuch über 1½ Stunden dauerte. Die angewendeten Belastungen hatten folgende Wirkungen.

Digitized by Google

Belastung in Grammen.	Verlängerung (die ursprüngliche Länge = 100 gesetzt).	Die procentischen Differenzen zwischen je zwei Verlängerungen.	Belastung in Grammen.	Verlängerung (die ursprüngliche Länge = 100 gesetzt).	Die procentischen Differenzen zwischen je zwei Verlängerungen.
0	100		0	100	
5	106,6	6,6	150	122,6	2,0
10	106,6	0	160	122,6	0
0	100		170	122,6	0
20	113,3	6,7	200	123,3	0,7
0	100		300	126,6	3,3
30	115,3	2,0	362	128,0	1,4
40	116,0	0,7	462	130,0	2,0
0	100		0	100	
50	116,6	0,6	562	133,3	3,3
60	117,3	0,7	762	133,3	0
0	100		962	133,3	0
70	120,0	2,7	1062	133,3	0
80	120,0	0	0	100	
90	120,0	0	1162	133,3	0
100	120,0	0	1262	136,63	3,3
110	120,0	0	1362	141,33	4,7
120	120,06	0,6	1462	143,33	2,00
130	120,60	0,54	0	113,33	
140	120,6	0	1474	gerissen.	

Ich habe diese Beobachtungsreihe so ausführlich mitgetheilt, weil aus ihr mehrere eigenthümliche Verhältnisse dieses elastischen Körpers abgeleitet werden können, welche hier noch deutlicher als bei anderen elastischen Substanzen hervortreten, und anfänglich mit der Natur eines elastischen Körpers unvereinbar scheinend, doch aus dem Wechselverhältniß seiner kleinsten Theile erklärbar sind. Das Auffallendste an der III. Columne sind nämlich von Zeit zu Zeit eintretende Sprünge der procentischen Differenzen mit darauf folgender Unausdehnbarkeit bis zu einem gewissen Punkt hin, von dem ab sofort wieder eine weitere Dehnung möglich wird. Dies tritt gleich nach der ersten Belastung ein. Daß diese einen verhältnißmäßig so großen Ausschlag trotz ihrer geringen Größe herbeiführt, hat bei einem so ausdehnbaren Körper nichts Auffallendes; auch fanden wir beim Ligamentum cricothyreoideum dasselbe. Aehnliche Sprünge finden wir bei einer Belastung mit 70, mit 150, mit 562 Grammen. Hieran haben aber die Belastungen an sich keine Schuld; denn man kann willkürlich diese Sprünge bei den verschiedensten Belastungen herbeiführen; auch ist das keine Eigenthümlichkeit dieses organischen Gewebes, sondern ein Kautschukfaden thut dasselbe. Die Ursache liegt in dem, was vor dem Auflegen der neuen Gewichte geschehen ist. Es zeigen sich diese Sprünge nämlich immer nur dann, wenn vorher alle Gewichte weggenommen waren. Es verhält sich also die neu aufgelegte Last wie ein mit beschleunigter Geschwindigkeit von einer bedeutenderen Höhe herabfallendes Gewicht, so daß sie in diesem Moment das Gewebe stärker ausdehnt, als sie dasselbe ausgedehnt haben würde, wenn dieses Plus von Gewicht einfach der vorausgegangenen Belastung hinzugefügt worden wäre. Indem vergleichende Versuche an Stimm- und Kautschukbändern die Verrückbarkeit dieser Sprünge constatirt hatten, war es erlaubt, diese bei einem solchen

Digitized by Google

Sprung auftretende unverhältnißmäßig große Ausdehnung auf die nächsten Momente der Unausdehnbarkeit (vollkommen war sie beim Stimmband, unvollkommen beim Kautschuk) zu vertheilen, wobei sich dann folgende Werthe für die gewissen stetig zunehmenden Belastungen entsprechende Dehnung ergaben:

	1 (Zehn)	Gramme-Gewicht	dehnt	um	6,6	Proc.	aus
+	5 »	»	»	dehnen	» 5	»	(Mittel)
+	6 »	»	»	»	» 0,55	»	»
+	6 »	»	»	»	» 0,45	»	»
+	26 »	»	»	»	» 0,26	»	»
+	60 »	»	»	»	» 0,05	»	»
+	30 »	»	»	»	» 0,3	»	»

Die Elasticitätsgrenze ist im letzten Fall bereits überschritten.

Der Satz, welchen Weber (dieses Hdwtbch. Bd. III., Abthl. 2, S. 109) für die Muskelsubstanz aufgestellt hat: »Die Muskeln werden schon durch kleine Gewichte sehr beträchtlich ausgedehnt, aber ihre Ausdehnung nimmt nicht in gleichem Maaß entsprechend zu bei größerer Belastung, oder mit anderen Worten: die elastischen Kräfte leisten den ersten Graden der Ausdehnung nur einen sehr geringen Widerstand; dieser wächst aber sehr beträchtlich, je mehr sie weiter ausgedehnt werden sollen,« bewährt sich auch für das elastische Gewebe. Sowie jedoch die Elasticitätsgrenze überschritten ist, wächst bis kurz vor dem Zerreißen die Ausdehnbarkeit rasch wieder sehr beträchtlich.

Versucht man für dieses Gewebe den Elasticitätsmodulus zu ermitteln, so zeigt sich, was Wertheim für die elastischen Körper überhaupt nachgewiesen hat, daß dieses nicht ein einem bestimmten Körper zukommender, constanter Werth ist, sondern eine mit den Graden der Ausdehnung variable Größe. Es ist gewiß, daß wir zur Berechnung des Elasticitätsmodulus E ebensowohl von der Belastung mit 1062, als von der mit 10 Grammen ausgehen dürfen; denn durch beide wird die Elasticitätsgrenze des Körpers noch nicht überschritten. Im ersten Fall ist $E = 708{,}7$; im zweiten $E = 33{,}6$.

Der Festigkeitsmodulus F beträgt 8,9; ein Werth, welcher etwas geringer ist als der, welchen Valentin für den Festigkeitsmodulus des Haares (9,8) erhalten hat, und dessen ich hier erwähne, um den oberflächlichen Vergleich mit einem bekannteren Gewebe zu gestatten.

Vergleicht man die Werthe des Elasticitätsmodulus für das Ligamentum cricothyreoideum und thyreoarytaenoideum bei gleichen Belastungen mit einander, so findet sich

I. für das Ligam. cricothyreoid. bei P (in obiger Formel) $= 10$, $\lambda = 12{,}8$, $E = 202{,}9$
   für das Ligam. thyreoaryth. bei $P = 10$, $\lambda = 6{,}6$, $E = 33{,}6$

II. für das Ligam. cricothyreoid. bei $P = 500$, $\lambda = 44{,}8$, $E = 289{,}9$
    für das Ligam. thyreoaryth. bei $P = 500$, $\lambda = 31{,}0$, $E = 358{,}4$,

das heißt also: das Ligamentum cricothyreoideum setzt geringeren Zugkräften einen über sechsmal größeren Widerstand entgegen als das Stimmband; bei beträchtlicheren Zugkräften dagegen ist die Widerstandsgröße des Stimmbandes um 1,2 bedeutender als die des anderen Bandes. Diese Widerstandsgröße wächst gegenüber gleichen Belastungen bei dem Stimmband um das 10,6fache, bei dem Ligamentum cricothyreoideum nur um das 1,4fache.

Digitized by Google

Da die Gewebselemente an sich in beiden Bändern weder in Beziehung auf Form noch Durchmesserverhältnisse wesentlich verschieden sind, so kann die Ursache der Differenz dieser physikalischen Eigenschaften nur in der Faseranordnung gelegen sein; denn auch die specifischen Gewichte beider sind nicht so verschieden, daß aus ihnen jene großen Differenzen erklärlicher würden. Das specifische Gewicht wurde an den Bändern zweier 30jähriger im Leuchtgas hiesigen Bahnhofes erstickter Männer von 30—32 Jahren bestimmt, und war für das Ligamentum cricothyreoideum = 1,159
für das Ligamentum thyreoarytaenoideum = 1,132 } (bei 10° R.).

Auch läßt sich, wenn auch nicht mit vollkommener Sicherheit, doch wenigstens annäherungsweise die Summe der elastischen Fasern durch das Gewicht bestimmen, was die bloße mikroskopische Untersuchung natürlich immer zweifelhaft lassen müßte. Um vollkommen sicher zu gehen, wurden beide Bänder gleichzeitig in dem gleichen Raum und die gleiche Zeit hindurch mit gleich concentrirten Flüssigkeiten, nämlich zuerst Essigsäure und dann caustischem Natron, digerirt; das vollkommen erhaltene elastische Fasergewebe sodann mit kaltem Wasser ausgelaugt, auf einem gewogenen Filter getrocknet, und dann bestimmt. Dabei fand sich in 100 Theilen frischer Substanz für

1) das Ligam. cricothyreoideum 0,6
2) das Ligam thyreoarytaenoideum 0,9 } trockenes elastisches Gewebe.

Doch auch dieses Verfahren ist noch zu roh, um aus den dabei gewonnenen Resultaten erhebliche Schlußfolgerungen ziehen zu dürfen. Mangel an Zeit und Raum in diesem Werk hat mich bis jetzt verhindert, diesen Verhältnissen noch weiter nachzugehen.

Wie nothwendig jene oben erörterten physikalischen Eigenschaften beider Bänder für die Stimmbandschwingung sind, ist leichter zu übersehen, als die Ursachen dieser Eigenschaften, und wird unter II. E. specieller ins Auge gefaßt werden.

3. Die Gewebe der Hülfsorgane,

der Luftröhre und des Mund-, Nasen- (Ansatz-) Rohres, sind sehr manchfaltig und nach dem, was wir in akustischer Beziehung über die Kehlkopftheile erfahren haben, dürfte das letztere nur als bestimmte Begrenzungsfläche für die Reflexion der Schallwellen von Belang sein, so daß hier nichts weiter als das schon Bekannte der Vertheilung festerer (Knochen-) Massen und nachgiebigerer Substanzen anzuführen wäre.

Mehr Berücksichtigung verdient die Luftröhre, deren Verlängerung und Verkürzung von dem Angriff auf die elastischen Kräfte dieses Rohres abhängig, nicht ohne Einfluß auf die Windstärke einerseits und auf die Resonanz der Stimmbandschwingungen andererseits bleiben kann.

Durch die Vertheilung der elastischen Fasern und der elastischen Knorpelstreifen werden an dem ganzen Rohr gewisse Eigenthümlichkeiten hervorgerufen, welche bei einem gleichmäßig elastischen Schlauch nicht wahrgenommen werden können. Bekanntlich bilden die Knorpelstreifen auf der hinteren Fläche der Luftröhre klaffende, unvollkommene Ringe. Die Entfernung ihrer Enden von einander ist dort je nach der Nähe des Ringknorpels etwas verschieden. So messe ich an einer vor mir liegenden Luftröhre eines 32jährigen Mannes für den obersten Knorpelstreifen eine Entfernung von 13 Millimeter, für den zweiten 15, für die größere Anzahl der

Digitized by Google

folgenden 16 Millimeter. — Immer fehlt aber nur ein kleines Segment, nie etwa der ganze Halbkreis.

Sowohl die Lücken zwischen zwei Knorpelstreifen, als die zwischen ihren hinteren Enden sind mit einem höchst elastischen Gewebe ausgefüllt, welches nach innen von der Kehlkopfschleimhaut überkleidet, nach außen durch lockeres Zellgewebe mit den Nachbarorganen verbunden ist.

Die Form der ganzen Luftröhre ist mehr cylindrisch in der Jugend, und bei weiblichen Individuen, mehr zusammengedrückt und zwar in der Richtung der Querachse des Kehlkopfes bei den erwachsenen, männlichen Individuen. Die ligamentöse Rückwand muß in allen Fällen eine Ebene darstellen, da die federnde Kraft der Knorpelsegmente keine Krümmung dieser Wand zuläßt. Diese Form ändert sich, so wie Zugkräfte, z. B. beim Heben des ganzen Kehlkopfes, auf das Rohr wirken. Denken wir uns zuerst ein gleichmäßig elastisches Rohr; sein eines Ende mit einem Kork geschlossen; ganz mit Wasser gefüllt; an seinem oberen Ende eine mit Wasser halbgefüllte, graduirte Steigröhre, und dieses obere Ende fixirt: so ist, wenn das Rohr durch Zug nach abwärts verlängert wird, zweierlei denkbar: entweder nämlich die Flüssigkeitssäule bleibt in der Steigröhre in derselben Höhe, oder sie sinkt. Entweder also ist die Verlängerung der Röhre genau proportional der Verkleinerung des Querdurchmessers, oder die erstere relativ beträchtlicher als die letztere. Im ersten Fall bliebe sich das Volumen gleich, im zweiten müßte es größer werden.

Für Röhren aus vulkanisirtem Kautschuk zeigt das Experiment das Letztere, und zugleich bleibt die Röhre in ihrer ganzen Länge cylindrisch. Bei der Luftröhre nimmt wohl auch, wie bei jener, der Cubikinhalt mit der Dehnung zu, allein die Form der Querschnitte ist nicht mehr genau der ähnlich, welche die einzelnen Luftröhrenabschnitte vor der herbeigeführten Dehnung hatten. Der Grund hiervon liegt in der den spannenden Kräften gegenüber ungleichen Resistenz der Theile, aus welchen die ganze Trachea zusammengesetzt ist. Die spannenden Kräfte wirken nämlich so, daß auf jeden Querschnitt des Rohres ein von der Peripherie gegen das Centrum gerichteter Druck hervorgerufen wird. Dieser Druck findet bei dem Gummirohr an jedem Punkt der Peripherie den gleichen Widerstand, nicht so bei der Trachea, deren ligamentöser Theil dies ungleich weniger thut als die Knorpelstreifen. Es werden demnach die Enden dieser gegen die Mittellinie der ligamentösen Rückwand hin einander genähert, wodurch diese selbst schmäler werden muß, wie denn auch die Messungen an den verschiedensten Punkten ihrer Länge ergeben. Hatte z. B. bei einer Luftröhre die Rückwand im erschlafften Zustand eine Breite von 14 Millimeter, so verschmälerte sie sich an derselben Stelle durch gleichmäßigen Zug bis zu 11,5 Millimeter.

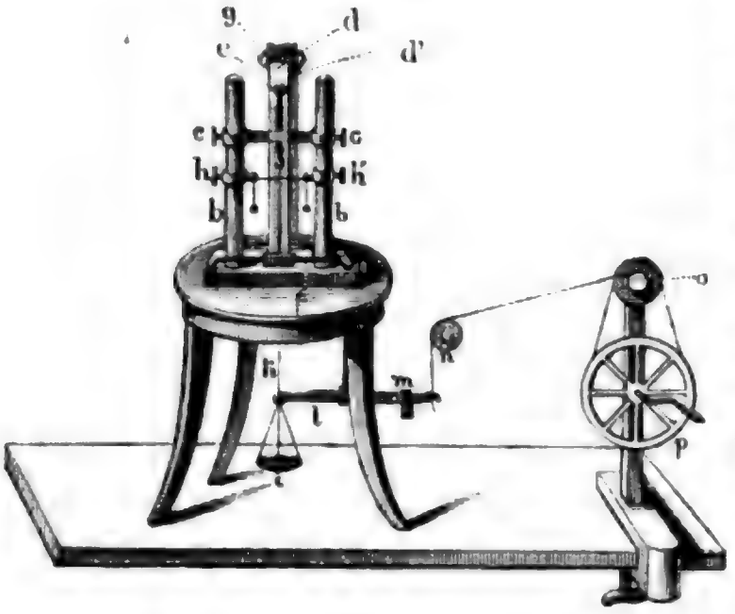
Es ist von Wichtigkeit, die Natur des elastischen Gewebes der Luftröhre näher kennen zu lernen, indem von dieser gewisse akustische Verhältnisse abhängen, die uns später interessiren werden (cf. unten). Da man das elastische Gewebe an diesem Rohr nicht isoliren kann, muß man sich begnügen, an der ganzen Trachea zu operiren.

Da wir früher die Ursache der bei elastischen Körpern überhaupt vorkommenden plötzlichen, sprungweisen Ausdehnungen kennen gelernt haben, lag es uns daran, diese zu vermeiden, um statt Mittelwerthen directe Zahlen zu bekommen. Die experimentelle Aufgabe war nach dem Früheren: Vermeidung einer plötzlichen Wirkung der aufgelegten Last; also ein Verfahren aufzufinden, durch welches das Gewicht nur ganz allmälig seine dehnende Kraft

Digitized by Google

äußern konnte. Der hiezu construirte Apparat war folgendermaßen beschaffen: In das obere und untere Luftröhren-Ende waren kurze mit Haken versehene Holzcylinder eingebunden; in dem unteren eine feine Nadel eingestochen, welche als Index vor der oben beschriebenen Spiegelscala auf- und abging, während der obere Haken an dem Querstück jenes Apparates befestigt war. Von dem unteren Haken ging eine Schnur aus (Fig. 100 *k*), welche durch den oberen Tisch zu dem einen Ende eines Wagbalkens *l* ging, und an derselben Stelle befestigt war, an welcher die Schale hing. Statt der zweiten Schale war an dem Wagbalken ein Laufgewicht *m* so fixirt, daß es der ersten vollkommen das Gleichgewicht hielt. Senkrecht über der Stelle, an welcher die aufgehängte Wagschale sonst befindlich war, wurde in der Entfernung von 3″ eine Rolle *n* befestigt, um welche ein Faden lief, der an dem darunter schwebenden Ende des Wagbalkens befestigt war. Sein anderes Ende dagegen war an eine kleine circa 3‴ Durchmesser haltende Rolle *o* befestigt, welche durch ein kleines circa ½′ Durchmesser haltendes Schwungrad *p* um seine Achse gedreht werden konnte, wobei sich der Faden auf der kleinen Rolle aufwickelte. Die Größen-Differenzen der Durchmesser des Rades und der Rolle machen es möglich, sehr langsam und gleichmäßig den einen Arm des Wagbalkens in die Höhe zu ziehen, und dadurch denjenigen herabzudrücken, an dessen Ende die zur Luftröhre gehende Schnur befestigt ist. Der ganze Apparat gestattet also, jedesmal vor dem Auflegen der Gewichte die Wagschale zu fixiren, und das volle Gewicht der aufgelegten Last durch ganz allmäliges Abrollen der Schnur ebenfalls ganz allmälig wirken zu lassen. Um nämlich für mehrere Belastungen hintereinander noch gleichmäßigere Bedingungen zu stellen, wurde vor dem Auflegen der Gewichte durch das Schwungrad die Luftröhre um voraussichtlich etwas mehr ausgedehnt, als die Gewichte selbst bewirkten, und dann, wenn die Gewichte auf der fixirten Wagschale lagen, der Faden ganz langsam abgerollt, bis er vollkommen erschlafft war.

Fig. 100.



Die Peripherie der Luftröhre eines 32jährigen männlichen Individuums betrug in der Mitte 9,55 Centimeter. Die Dicke des elastischen Stratums auf dem Durchschnitt gemessen 1 Millimeter. Die Länge des Luftröhrenstückes 5,5 Centimeter.

Die Ergebnisse der Versuche waren folgende:

Digitized by Google

Belastung mit Grammen.	Stand des Inder vor der Scala.	Wirkliche Länge des Röhrenstückes in Millim.	Differenz.	Verlängerung des Röhrenstückes; anfängliche Länge = 100.	Stand des Inder bei Ausdehnung durch Zug.	Wirkliche Länge des Röhrenstückes in Folge des Zuges, in Millim.	Elasticitätsmodulus für die bestimmten Grade der Dehnung (1 □ Millim. Quersch. und 1 Gramm als Einheit genommen.
0	112	55,0		100			
10	106,5	60,5	5,5	110,0			0,57
					98,5	68,5	
20	103,3	63,7	3,2	115,8			0,72
					96,0	71,0	
30	101,5	65,5	1,8	119,0			0,90
					96,0	71,0	
40	100,1	66,9	1,4	121,6			1,06
					95	72	
50	99,0	68,0	11	123,6			1,22
10*)	105,5	[1])					
					95	72	
60	98,4	68,6	0,6	124,7			
					95	72	
70	97,4	69,6	1	126,5			
					94	73	
80	97	70,0	0,4	127,2			
					94	73	
90	96,5	70,5	0,5	128,1			
					94	73	
10*)	104	[2])					
					94	73	
100	96	71	0,5	129			
					93	74	
200	94,2	72,8	1,8	132,3			
10*)	104	[3])					

*) Wagschale fixirt, belastet und langsam abgerollt.

[1]) Die Elasticitätsgrenze war in diesem Falle so weit überschritten, daß das Rohr um 1 Millimeter, also um 1,8 Proc., der ganzen Länge bleibend ausgedehnt worden. Von diesem Punkt an machen sich schon die durch die Belastung herbeigeführten gewaltsameren Veränderungen des Gewebes an den unregelmäßigeren Schwankungen der Differenzen bemerkbar. Weiter wird die Luftröhre auch nicht durch die lebendigen Kräfte des Organismus ausgedehnt, und es war daher auch nur bis zu diesem Punkt eine vergleichsweise Berechnung des Elasticitätmodulus nothwendig, wobei man denselben innerhalb des verhältnißmäßig kleinen Spielraums spannender Kräfte um mehr als das Doppelte zunehmen sieht. Die Vortheile hiervon sind weiter unten besprochen.

[2]) Die Elasticitätsgrenze ist jetzt so weit überschritten, daß sich das Rohr um 4,5 Proc. seiner ganzen Länge bleibend ausgedehnt hat.

[3]) Die doppelte Last ruft keine weitere bleibende Verlängerung hervor, was auf eine jetzt unverhältnißmäßig große Widerstandskraft hindeutet, ohne daß diese von physiologischem Interesse für unsere Betrachtungen ist, weil im Leben so beträchtliche Dehnungen der Luftröhre gar nicht mehr vorkommen.

Digitized by Google

II. Der Mechanismus der Stimm-Werkzeuge.

Die Stimmwerkzeuge stellen, verglichen mit unseren künstlichen tönenden Vorrichtungen, ein in die Kategorie der Zungenwerke gehöriges Instrument dar, wobei die Lunge als Gebläse oder Windlade, die Luftröhre als Windrohr, die Stimmbänder als Zungen, der Kehlkopf als Stimmkasten, Mund- und Nasenrohr als Corpus figurirt.

1. Die Windlade und das Windrohr.

Von der Größe der Windlade, d. h. von ihrer Capacität, hängt die Menge der Luft ab, welche durch eine einmalige Entleerung an den Zungen, abgesehen von der Zeit, in welcher es geschieht, vorbeigetrieben werden kann. Dies gilt jedoch nur dann, wenn man sich eine Vorrichtung denkt, bei welcher durch den die Luft austreibenden Mechanismus alle in dem Reservoir befindliche Luft vollkommen verdrängt werden kann, wie z. B. bei einem einfachen Blasebalg. Eine solche vollkommene Luftentleerung ist bei der Lunge nicht möglich, ja die Oekonomie des Athems verlangt bei dem Sprechen und Singen selbst einen noch geringeren Grad der Austreibung als den, welcher überhaupt möglich ist.

Wie bei einer Orgel oder einem ähnlichen Instrument während des Spiels niemals alle vorräthige Luft verbraucht werden darf, so muß bei länger andauernder Thätigkeit unserer Stimmwerkzeuge stets eine gewisse Menge Luft zurückgehalten werden, um jeden beliebigen Exspirationsdruck zu jeder Zeit hervorrufen zu können; denn es ist begreiflich, daß die Windstärke gegen das äußerste Ende einer Exspiration hin beträchtlich sinken muß, und daß, wenn dieses abgewartet worden, die Athemlosigkeit eine Inspiration verlangt, welche, von längerer Dauer als wünschenswerth, eine vielleicht unpassende Pause im Sprechen und Singen herbeiführen müßte.

Alle vollkommenen Instrumente der Art besitzen deswegen mehrfache Bälge, durch welche auch bei der Unthätigkeit des einen durch den anderen wenigstens der Windstrom unterhalten bleibt. Da uns eine solche Vorkehrung fehlt, so sind wir gezwungen, bei günstigen Ruhepunkten die Lunge mit Luft schon wieder zu füllen, ehe sie noch vollkommen entleert worden; auch haben wir die Fähigkeit, im Nothfall wenigstens, während der Einathmung zu sprechen oder zu singen, was freilich in den seltensten Fällen vortheilhaft sein dürfte.

Daraus sieht man, daß für die gegenwärtigen Betrachtungen die absolute Luftmenge, welche die Lungen enthalten, also deren Capacität, im Allgemeinen gleichgültig ist. Jeder Einzelne hat je nach der ihm zu Gebote stehenden Luft beim Sprechen oder Singen mit seinem Luftvorrath zu ökonomisiren, ohne daß hierüber im Allgemeinen besondere Regeln sich aufstellen ließen. Was uns hier interessirt, sind vielmehr die relativen Luftmengen, welche mit einander verglichene Töne bei ein und demselben Individuum fordern.

Offenbar hängt dieses Quantum ab von der Pression der Luft in der Windlade und von den Widerständen, welche sich dem freien Ausströmen der Luft entgegenstemmen. Demnach ist zu untersuchen 1) die Kraft, welche die Luft in Bewegung setzt, und 2) die endliche Geschwindigkeit der Luftströ-

Digitized by Google

mung, welche aus dem Verhältniß der bewegenden Kraft zu den Widerständen resultirt.

a. Die Pression der Luft

innerhalb der Lungen läßt sich während der Dauer des Windes nie direct bestimmen; denn wir kennen für den einzelnen Fall die Größe der Stimmritze nicht, welche bekanntlich sehr variiren kann. Die Werthe, welche unter dem Namen In- und Exspirationsdruck angeführt werden, bezeichnen eine ganz andere Größe als die ist, um welche es sich hier handelt. Sie geben das absolute Maaß für die Kraft der Muskeln oder elastischen Gewebe an, welche bei In- oder Exspiration thätig sind, wollen also so viel sagen, als diese Kräfte sind im Stande, eine Wassersäule von der oder jener Höhe zu balanciren, und setzen voraus, daß die Bewegung der Luft, ihre Strömung, im Moment der Beobachtung Null ist. Wir haben hier denselben Unterschied wie zwischen dem hydrostatischen und hydraulischen Wasserdruck, welcher letztere schwächer als jener ist; denn die Quecksilber- oder Wasserfläche der Flüssigkeitssäule im Manometer ist nichts als eine Vervollständigung der Wandung des Luftbehälters, welcher seine natürliche Oeffnung nach außen sonst in der Stimmritze hat. Jene Werthe beziehen sich aber eben auf die Druckgrößen, welchen die Gefäßwandungen ausgesetzt sind. Nun kann freilich ein mit contractilen Wandungen versehener Behälter, wenn er bei seiner Contraction auf den Inhalt drückt, von diesem selbst keine größere Rückwirkung erfahren als die ist, welche seiner eigenen Contractionskraft entspricht, aber die Rückwirkung kann kleiner werden, und muß es in dem Maaße, als der Inhalt durch die Zusammenziehung selbst zu entweichen Gelegenheit hat. Was bei der Exspirationsluft die Geschwindigkeit und Leichtigkeit der Entleerung bestimmt, ist außer dem Druck die Weite der Stimmritze. Diese ist begrenzt von zwei Platten, den Stimmbändern, gegen welche zunächst der Druck wirkt wie gegen die Wandungen einer Röhrenleitung, so daß also dieser Druck selbst dem Seitendruck entspricht, welcher unter allen Verhältnissen kleiner ist als der hydrostatische.

Es ist leicht zu beweisen, daß der gewöhnlich angegebene Minimalwerth für den Exspirationsdruck (4 Millimeter Quecksilbersäule) viel zu groß ist, um als bloßes Bewegungsmoment für die Luft der Lunge in Rechnung gezogen werden zu können. Die mir zu Gebote stehende gesammte Exspirationsluft beträgt 3726 Cubik-Centimeter. Nach Vierordt[1]) entspräche dem $\frac{3726}{4{,}75} = 784{,}4$ Cubik-Centimeter als Luftmenge, welche bei der ruhigsten Exspiration entfernt wird. Die Dauer einer solchen beträgt bei mir 2,5 Secunden. Wo es sich um kleine Druckwerthe handelt, kann die hydraulische Formel $h = \frac{1}{2g}\left(\frac{Q}{F}\right)^2$ ohne Nachtheil auch auf Gebläse angewendet werden[2]), wobei Q die Luftmenge, F den Flächenraum der Ausströmungsöffnung, h den hydraulischen Druck bedeutet.

Nun nehmen wir $h = 4$ Millemeter Quecksilber $= 40040$ Millimeter Luftsäule an, so erhalten wir

---

[1]) Dieses Handwörterbuch Bd. II. S. 836.
[2]) Weisbach: Lehrbuch der Ingenieur- und Maschinen-Mechanik. 2. Aufl. Bd. I. S. 581.

Digitized by Google

$$F = \frac{Q}{\sqrt{2gh}} = \frac{313760}{\sqrt{19620 . 40040}} = 11{,}19 \text{ □Millimeter},$$

ein Flächenraum, durch welchen wir gewiß nie mit schwächster Exspiration in einer Secunde 313,7 Centimeter Luft entfernen können. Demnach muß die Stimmritze weiter und der die Luftströmung bestimmende Druck beträchtlich geringer sein als der sogenannte Exspirationsdruck. Nennen wir diesen *H*, so bezeichnet er eine Kraft, welche zweierlei Arbeit zu verrichten hat; erstens nämlich innerhalb einer gewissen Zeit eine bestimmte Luftquantität aus den Athmungsorganen hinauszutreiben, zweitens die der Luftströmung sich entgegenstellenden Hindernisse zu überwinden. Deren sind in den Respirationsorganen nicht wenige. Die Luft muß aus einer großen Summe kleiner Hohlräume in die größeren Bronchien und zuletzt in die Luftröhre einströmen, deren Durchmesser außerordentlich viel kleiner ist als die Summe der Durchmesser jener feineren und feinsten Bronchienzweige. Die Adhäsion der Luft an den Röhrenwandungen macht sich, so gering sie vielleicht an sich an einem Punkte ist, doch dadurch geltend, daß die Röhrenleitung mit ihren vielen sehr engen Canälen und deren verhältnißmäßig sehr großer Länge im Ganzen diese Quelle der Widerstände als nicht zu vernachlässigen erscheinen läßt. Zuletzt aber sind es die den Ausweg bald mehr bald weniger versperrenden Stimmbänder, welche nicht bloß eine einfache Verengerung darstellen, sondern bei gewissen Stellungen einen Widerstand des Stoßes verursachen können, in Folge dessen an dieser Stelle der Widerstand sich wie das Quadrat der Geschwindigkeit des Luftstromes verhält.

Es kam nun darauf an, die Weite der Stimmritze am Lebenden selbst, wenn auch nur annäherungsweise, zu bestimmen. Deformitäten und verfehlte Selbstmordversuche haben ebenso wie Vivisectionen an Thieren erwiesen, daß sich die Stimmritze bis zum Aneinanderlegen der Stimmbandränder während jeder Ausathmung verengt. Da kein Ton entsteht, sind die Stimmbänder auch nicht gespannt, geben somit dem Winde nach, werden dadurch etwas von einander entfernt, und stellen so eine ihrer Nachgiebigkeit und der Windstärke entsprechende Ritze dar. Um über deren Größe Aufschluß zu bekommen, bediente ich mich eines sehr zuverlässigen Compteurs aus der Fabrik des Herren Lizars in Paris, welcher mit der größten Genauigkeit noch bis zu $^1/_{100}$ das durch den Apparat gehende Gasvolum messen läßt. Ein- und Ausströmungsöffnung hat dabei einen Durchmesser von 1,8 Centimeter, und der geringste Hauch reicht aus, das Zeigerwerk in Bewegung zu setzen. Es steht somit das Gas im Instrument unter gar keinem Druck; zweitens setzt der Mechanismus der Ausströmung unserer Exspirationsluft so gut wie gar keinen Widerstand entgegen, eine Gasabsorption findet nicht statt, und es kann das gelieferte Gasvolum unter Berücksichtigung von Temperatur und Barometerstand unmittelbar aus der Weglänge der Zeiger bestimmt werden. Nachdem ich mich durch viele Versuche geübt hatte, die Austreibung der Luft den bloßen elastischen Kräften zu überlassen, während ich in den Compteur ausathmete, bedeckte ich die Ausströmungsöffnung mit zwei an ihren Rändern zugeschärften Holzplatten, welche winddicht auf jene aufgesetzt wurden, und den zwischen ihnen gelassenen Spalt sehr leicht messen ließen. Die Versuche wurden nun bei verschiedenen Weiten dieses Spaltes so lange wiederholt, bis diejenige gefunden war, bei welcher eben noch, aber ohne das Gefühl irgend eines größeren Widerstandes als sonst, durch die ruhigste Exspiration in derselben Zeit genau dieselbe Luftquantität durch den

Digitized by Google

Apparat getrieben werden konnte, als bei ganz freier Oeffnung möglich war.

Der Flächenraum der Ritze, bei welcher dies eben noch möglich war, berechnete sich aus dem Mittel sehr vieler Versuche zu 24,75 □Millimeter. So daß also bei einer mittleren Länge der Stimmritze (die ganze Glottis gerechnet) von 21 □Millimetern ihre Breite 1,03 Millimeter betrüge, was mit den Beobachtungen am Lebenden, wo natürlich nur das Augenmaaß entschieden hat, sehr gut stimmt.

Berechnet man nun hieraus $h^1 = \frac{1}{2g}\left(\frac{Q}{F}\right)^2$, so ergiebt sich

$$h^1 = \frac{1}{19620}\left(\frac{313760}{24{,}75}\right)^2$$

$$= 8191{,}2 \text{ Millimeter Luftsäule}$$
$$= 10{,}6 \quad \text{» Wassersäule}$$
$$= 0{,}8 \quad \text{» Quecksilbersäule.}$$

Bei der stärksten Exspiration, welche durch jene Oeffnung von 24,75 □Millimeter in 9 Secunden vollendet werden kann, wurde per Secunde im Durchschnitt 414,0 Cubik-Centimeter Luft geliefert; daraus berechnet sich

$$h^1 = 14261 \text{ Luftsäule}$$
$$= 18{,}52 \text{ Wassersäule}$$
$$= 1{,}423 \text{ Quecksilbersäule.}$$

Diese Größe von h' ist kein genauer Mittelwerth: denn die Lunge stellt ein Luftreservoir dar, welches während der Dauer der Windströmung keinen Zufluß hat, in Folge dessen die Ausströmungsgeschwindigkeit und der daraus berechnete Druck auf das Stimmband je mehr und mehr abnehmen muß, um so mehr als hier nicht gleich und stetig wirkende, sondern mehrerlei und verschieden rasch erschöpfbare Kräfte innerhalb der Wandungen des ganzen Luftbehälters wirken. Bei der stärksten Exspiration entleerte ich aus jener Oeffnung in der ersten Secunde 1117,8 Cubik-Centimeter Luft, in der letzten Secunde 313,76 Cubik-Centimeter.

Demnach verhielt sich h^1 in der ersten Secunde zu h^1 in der zweiten wie:

10,38 : 0,8 (Millimeter Quecksilbersäule).

Zieht man aus jenen beiden Luftquantitäten das Mittel, so erhält man die Zahl 715,78, während wir oben nur 414,0 erhalten hatten; zum Beweis, daß eine viel schwächere Exspirationskraft während eines größeren Zeitraumes wirkt und diese nicht gleichmäßig und stetig abnimmt.

Da nun offenbar $H = h^1 +$ der Kraft ist, welche auf die Ueberwindung der Hindernisse verwendet wird, und das Hemmniß an der Stimmritze ein Bruchtheil der sämmtlichen Hindernisse in den ganzen Respirationsorgan ist, so wird die auf das Stimmband selbst wirkende Kraft $h = H - \frac{w}{x}$ wenn w die Widerstandshöhe zur Ueberwältigung sämmtlicher Hindernisse bedeutet.

Da die Stimmritzenweite und somit die Stellung der Stimmbänder so höchst variabel ist, so läßt sich h von w durchaus nicht in den einzelnen Fällen trennen; dagegen kann annäherungsweise das Verhältniß von h^1 zu w für die schwächste und stärkste Exspiration gefunden werden.

Denn $w = (4{,}00000 - 0{,}8) = 3{,}2$ (Millimeter Quecksilber)
bei der schwächsten Exspiration

Digitized by Google

= (30,0000 — 1,423) = 28,577 (Millimeter Queckſilber) bei der ſtärkſten Exſpiration.

Bei einer gewiſſen Ausſtrömungsöffnung verlangen 313769 Cub.-Millimeter für h' 0,8 Mill. Queckſilber. Von den 30 Millim. Queckſilberdruck als Mittelwerth von H für die forcirte Exſpiration reſtiren ſomit 29,2 für w, ſo daß ohne Veränderung der Windmenge 9,1mal mehr Widerſtände überwunden werden können. Vermindert ſich aber die Windmenge pro Secunde außerdem, ſo iſt es der Kraft der Exſpiration möglich, noch einen viel größeren Widerſtand zu überwinden.

b) In dieſer Beziehung iſt es deshalb nicht unintereſſant, die bei dem Singen verſchiedener Töne in einer Secunde gelieferten Luftmengen mit einander zu vergleichen; und da man die Stimmritzenweite nicht für jeden Fall beſtimmen kann, ſo kann man nur indirect aus der gelieferten Luftmenge auf den Druck in der Lunge ſchließen, und nur auf Umwegen allgemeinere Folgerungen ziehen. Die Töne der Stimmbänder ſprechen um ſo leichter an, je enger die Stimmritze iſt, und dieſe muß um ſo enger werden, je mehr der Ton ſteigt. Sucht man alſo die Stimmritzenweite, um den Druck und die Ausſtrömungsgeſchwindigkeit zu finden, ſo hat man, wo es ſich um die geringſten Windſtärken handelt, jedenfalls eher eine Verengerung als eine Erweiterung der Ritze im Vergleiche mit ihrer Weite bei der ruhigſten Exſpiration zu erwarten. Geſtatte ich nun dem Wind zu ſeinem Austritt aus dem Compteur nur eine der letzteren Größe entſprechende Oeffnung, und finde, daß beim leiſeſten Anſtimmen der Töne, wobei ich die Luft durch das dicht anſchließende Mundſtück in den Apparat treibe, auch nur das gleiche, oder ein größeres Luftquantum in derſelben Zeit geliefert wird, wie während der ruhigen Reſpiration, ſo darf ich ſicher ſein, daß die Preſſion der Luft in der Lunge in jenen Fällen größer iſt als in dieſem.

Demgemäß gab ich dem Compteur eine Ausſtrömungsöffnung von 24,75 □Millimeter Flächenraum, durch welche folgende Töne möglichſt leiſe geſungen wurden.

Ton.	Schwingungsmenge.	Zeitdauer des Tönens in Secunden	Geſammtluft in Cub.-Cent.	Luftmenge für 1 Secunde.
a	440	2,5	289,8	115,9 Cub.-Centimeter.
$\overline{a}$	880	1,3	165,6	127,38 » »
$\overline{\overline{a}}$	1760	1	124,2	124,2 » »

Die Menge der vor Beginn und nach Beendigung der Verſuchsreihe bei der ſchwächſten tonloſen Exſpiration entfernten Luftmenge betrug innerhalb 2,5 Secunden : 227,7 Cubik-Centimeter = 91,08 Cubik-Centimeter für die Secunde. Die Menge der Luft ſchwankte in den einzelnen Verſuchen ſo wenig, daß die Differenzen zwiſchen Maximum und Minimum als verſchwindend klein hier nicht aufgeführt worden ſind.

Die Reſultate zeigen unzweideutig, daß der einfache Exſpirationsdruck nicht ausreicht, den leiſeſten Ton zu erzeugen, ſondern daß derſelbe wachſen muß, indem in allen Fällen die davongegangene Luftmenge bei der leiſeſten

Digitized by Google

tönenden Exspiration größer war als bei der nichttönenden. Für den tiefsten Ton scheint der Druck in ungleich geringstem Grade zunehmen zu müssen, weil hier eher eine größere als eine kleinere Ritze während des Tönens vorausgesetzt werden darf; zugenommen muß er aber doch haben, weil aus der stabilen Oeffnung am Compteur mehr Luft ausgetreten ist als bei der tonlosen Exspiration. Für den mir bequemsten zweiten Ton zeigt sich das Maximum der Luftmenge, was sich durch eine Vergrößerung der Ritze (cf. II. E. c.) im Verhältniß zu ihrer gewiß größten Enge im dritten Fall erklären dürfte, wo offenbar der Druck trotz der geringeren Luftmenge am größten gewesen sein muß.

Werden Töne fortissime gesungen, und sucht man die dabei gelieferten Luftmengen zu ermitteln, so treten hier größere Schwankungen auf, was ganz begreiflich ist, weil einmal mehr, einmal weniger Luft verloren geht, ehe der Ton mit der gewollten Intensität anspricht, und weil man ferner kein genaues Maaß für den Zeitpunkt hat, in welchem das Fortissime in das Forte übergeht. Um diese Schwankungen möglichst zu vermeiden, habe ich unmittelbar nach vollführter tiefster Inspiration das Mundstück angesetzt, und die Exspirationsluft durch den ganz offenen Compteur (Ausströmungsöffnung = 1,8 Centimeter Durchmesser) hindurchgetrieben, so lange der Ton überhaupt noch gehört werden konnte; dadurch bekam ich natürlich im Ganzen etwas kleinere Zahlenwerthe, als für das reine Fortissime anzunehmen sind, allein die Verhältnisse derselben untereinander werden richtiger ausfallen.

Ton.	Schwingungszahl.	Zeitdauer des Tönens in Secunden.	Gesammtluft in Cubik-Centimetern.	Luftmenge in einer Secunde in Cubik-Centimetern.	Verhältniß des Mittelwerthes der Gesammtluft bei der tönenden zu der bei der nicht tönenden Exspiration. Die letztere = 1.
a	440	20	2814,97	140,7	
		18	3312	184,0	
		15	2856,6	190,3	
		15	2608,2	173,8	1 : 0,808
		13	2898	222.7	
			Mittel: 3013,485	Mittel: 198,25	
$\bar{a}$	880	10	2277,0	227.7	
		10	2204.2	220,42	1 : 0,549
		10	1914,4	191,4	
			Mittel: 2045,7	Mittel: 204,57	
$\bar{\bar{a}}$	1760	10	1863	186,3	
		9	1863	207,0	
		9	1863	207,0	
		11	2235,5	203,22	1 : 0.542
		10	2277	227.7	
			Mittel: 2020,0	Mittel: 202,0	

Schon hieraus sieht man, daß die tönende Exspiration länger als die tonlose andauert, noch mehr, wenn man das äußerste Fortissime vermeidet, und nur forte singt: in diesem Fall war es mir möglich, den Ton $\bar{a}$ 24 Se-

Digitized by Google

cunden lang auszuhalten, während pianissimo derselbe Ton gesungen im Maximum nur 13 Secunden, und die tonlose Exspiration 9 Secunden fortgeführt werden konnte. Nun ist begreiflich, daß forte einen ungleich stärkeren Exspirationsdruck verlangt als pianissimo. Die Spannung der Bänder ist im letzteren Fall entweder gleich, oder größer als im Forte, bei welchem wir durch die Windstärke ersetzen müssen, was, um den Ton nicht zu erhöhen, an der Spannung abgebrochen worden ist. Es kann also nicht anders sein, als daß bei dem Piano die Ausströmungsöffnung, die Stimmritze, weiter ist, als bei dem Forte, so daß der Werth von H um ein Erhebliches kleiner sein muß, da die Luftmenge für eine Secunde bei dem Piano geringer ist als bei dem Forte.

Vergleicht man die drei letzten Versuchsreihen untereinander, so ist kein Zweifel, daß der Werth von ω rascher ansteigt als der von h^1. Ihre Summe ist im Stande, bei $\overline{a}$ trotz der gewiß engeren Stimmritze eine größere Luftmenge auszutreiben als bei a, während bei $\overline{\overline{a}}$ die Summe der Widerstände so angewachsen ist, daß nach ihrer Bewältigung für h^1 nur eine solche Größe übrig bleibt, welche nicht mehr im Stande ist, dieselbe Luftmenge aus der Stimmritze zu fördern, als bei $\overline{a}$, obgleich H wieder beträchtlich größer sein wird als bei $\overline{a}$.

Verminderung der Widerstände ist somit für die tieferen und tiefsten Töne, Verstärkung des Druckes mit Uebercompensation der zugleich vermehrten Widerstände für die mittleren, Verstärkung des Druckes mit einer diese übercompensirenden Vermehrung der Widerstände für die höheren und höchsten Töne das Charakteristische.

Auch die Verhältnisse zwischen den Gesammtquantitäten der ausgeathmeten Luft lassen auf hier besprochene Zustände schließen. Je tiefer nämlich der Ton ist, um so mehr kann die ganze Exspirationsluft zur Tönung verwendet werden, je höher, um so weniger Bruchtheile derselben stehen zu Gebot, was beweist, daß, je mehr der Ton steigt, um so früher die für ihn nothwendige Pression unmöglich wird. Diese Pression ist von Beginn der tonlosen Exspiration gegen deren Ende im Abnehmen begriffen. Die Raschheit des Fallens ist von dem ersten Aufgebot der Muskelkraft am meisten mit bedingt, und muß während des Tönens dem Minimum nahe erhalten werden, so lange Stimmbandspannung und Stimmritzenweite constant bleibt, denn sonst würde die Verminderung des Druckes unvermeidlich eine Aenderung des Tones herbeiführen. Nun ist aber das Maaß der Contraction nicht zugleich auch das absolute Maaß für das mechanische Moment, welches aus der Ueberwindung der Widerstände abgeschätzt werden muß. Mit dem Ausströmen der Luft nimmt ihre Dichtigkeit und Spannung in der Lunge ab, und diese elastische Rückwirkung, einerseits abhängig von der Größe der Muskelcontraction, andererseits von der der Luft eigenen Elasticität, ist es, welche zuletzt die tönende Vibration der Stimmbänder vermittelt. Aus diesem Grunde kann es bei dem Aushalten eines Tones, unter Voraussetzung einer bestimmten constanten Stimmbandspannung und Stimmritzenweite, nicht darauf ankommen, einen gewissen Grad der Muskelcontraction eine bestimmte Zeit auf annähernd gleicher Höhe zu erhalten, sondern dieselbe entsprechend der sich vermindernden elastischen Rückwirkung der Luft stetig anwachsen zu lassen, was natürlich bei denjenigen Tönen längere Zeit hindurch möglich ist, welche eine anfänglich schwächere Pression verlangen, als bei solchen, bei welchen das erste Anstimmen schon einen beträchtlichen Aufwand von Muskelkraft er-

Digitized by

heiſcht. Der Unterſchied würde noch viel größer ausfallen, würde nicht die bald unvermeidliche Verminderung der Muskelcontraction bei den hohen Tönen durch die verlangſamte Abnahme der Luftſpannung einigermaßen compenſirt.

c) An den Windladen oder Windröhren unſerer künſtlichen Vorrichtungen ſind bekanntlich Ventile zum Reguliren der Windſtärke angebracht. Derartige Einrichtungen könnten bei unſerem Stimmorgan, welches durch willkürlich bewegliche Theile die Luft austreibt, überflüſſig erſcheinen, und man findet auch weder am Thorax, noch an der Luftröhre dergleichen. Es kommt bei unſeren Stimmwerkzeugen nicht darauf an, einem durch Zufälligkeiten variablen Druck gegenüber eine conſtante Windſtärke zu erzielen, ſondern die letztere zu verändern, was ein bewegliches Ventil vorausſetzte, welches natürlich durch eine ſchon von vornherein willkürliche Preſſion erſpart werden kann. Ob indeſſen für gewiſſe Fälle eine ſolche Ventilvorrichtung nicht doch wünſchenswerth ſein kann, und wo ſie zu ſuchen wäre, ſoll weiter unten geprüft werden.

Es bleibt nun noch Eines zu unterſuchen: man weiß, wie der Windkeſſel in einer Feuerſpritze wirkt. Die Compreſſion der Luft in ihm macht, daß, wenn der Stempel auch ſeinen Niedergang beendet hat, der Waſſerſtrahl noch eine Zeit lang aus dem Schlauch herausgetrieben wird. Singen wir einen ſehr hohen Ton und ſuchen wir dabei die Lunge mit derſelben Schnelligkeit zu entleeren, wie bei dem Anſtimmen eines tiefen, ſo muß, ohne daß wir darüber experimentiren, für jenen Fall eine Compreſſion der Luft angenommen werden. Geſetzt nun, wir wollten plötzlich den Ton verſtummen laſſen, was bekanntlich ſehr leicht ins Werk geſetzt werden kann, ſo könnte man glauben, daß die Luft eine Zeit lang über dieſen Moment hinaus noch fortfahren müßte auszuſtrömen, wie der Waſſerſtrahl aus dem Schlauch der Spritze. Suchten wir nun den Ton dadurch zu vernichten, daß wir, dieſem Wind gleichſam ausweichend, möglichſt ſchnell die Stimmbänder abſpannten, ſo wäre doch kaum vermeidlich, daß der Ton vor ſeinem Verſchwinden ſänke. Dies beobachten wir aber bei einem ſolchen plötzlichen Abbrechen des Tones nicht; wir können ihn ſo, wie er eben mit der größten Stärke angeſtimmt wurde, wie mit einem Schlag abbrechen. Dies ſetzt voraus, daß wir entweder in demſelben Moment durch eine Inſpiration die noch beſtehende Compreſſion aufheben, oder daß, ſo wie wir die Austreibung der Luft plötzlich aufgeben, der Stempel der Spritze gleichſam zurückgeht, d. h. die comprimirte Luft die elaſtiſchen Thoraxwandungen erweitert, ohne ſich zwiſchen den Stimmbändern weiter hervorzudrängen, oder daß wir plötzlich die Stimmritze möglichſt erweitern, wodurch ebenfalls das Tönen der Stimmbänder ſofort coupirt wird.

Um hierüber zu experimentiren, wurde erſtens bei einem eben geſchlachteten Säugethiere das Anfangsſtück der Luftröhre bloßgelegt, in dieſes eine enge Canüle eingebunden, durch dieſe die Lunge aufgeblaſen und die Luftröhre vorläufig mit einer Arterienpincette geſchloſſen gehalten. An die Canüle wurde ſodann eine einſeitig gefüllte Uförmig gebogene Röhre angefügt, deren einer leerer Schenkel bedeutend kürzer und mit dem Finger geſchloſſen gehalten war. In demſelben Moment wurde die Pincette geöffnet, ein Druck auf die Bauchwandungen des Thieres ausgeübt, und der Finger von der Röhrenöffnung entfernt. Der Druck auf den Bauch wurde in dem Augenblick ſiſtirt, in welchem das Waſſer in den beiden Schenkeln der Glasröhre gleich hoch ſtand, der freie vorher verſchloſſen gehaltene Schenkel nämlich eben gefüllt war.

Digitized by G

Wirkt die elastische durch den Druck comprimirte Luft stärker gegen die Luftröhre hin, als gegen die Thorarwandungen, so mußte noch eine Zeit lang das Wasser aus dem kürzeren Schenkel der Röhre ausfließen, wo nicht, so wurde die ursprüngliche Form des Thorax hergestellt, und das Wasser in dem kürzeren Schenkel zum Sinken gebracht. In allen Fällen ereignete sich das Erstere.

Zweitens: ich hatte die Menge meiner Ausathmungsluft bestimmt und zwar nach vorausgegangener tiefster Inspiration. Ich stimmte einen sehr hohen Ton an, und entleerte dabei die Luft in den Compteur; plötzlich wurde der Ton abgebrochen, der Mund von dem Mundstück der Glasröhre entfernt, gleich darauf der Rest der Luft in den Apparat getrieben. Fand sich das Luftvolum größer in dem Falle, in welchem ich einfach, ohne zu singen, ausgeathmet hatte, so mußte ich nach dem plötzlichen Abbrechen des Tones inspirirt haben. War das Volum ebenso groß, so lag darin ein Beweis, daß sich die comprimirte Luft ausgedehnt hatte, um die Thorarwandungen zu erweitern, ohne daß Luft aus der Stimmritze weiter entwichen wäre. War das Volum kleiner, so mußte unmittelbar nach dem Coupiren des Tones Luft verloren gegangen sein und der Ton war durch plötzliches Abspannen der Stimmbänder und Erweiterung der Stimmritze während der Fortdauer des Windes zum Verschwinden gebracht.

A	B	C	
Volum der ganzen Exspirationsluft während einer gewöhnlichen möglichst tiefen Exspiration.	Luftvolum während des Anstimmen des Tones: $\frac{}{c}$	Luftvolum, welches nach dem Coupiren des Tones noch zurückgeblieben.	Summe von $B+C$.
100	40	48,8	88,8
	16,5	64,6	81,1
	50,8	41,4	92,2
	45	45	90,0
	19	68,7	87,7
	60,2	32,0	92,2
			Im Mittel: 88,6

Diese Versuchsreihe ergiebt, daß Luft verloren geht, und zwar im Mittel 11,4 Proc. Mehr Luft geht verloren, wenn der Ton in früheren, weniger, wenn er in späteren Momenten der Exspiration coupirt wird, was aus dem stärkeren Exspirationsdruck in jener Zeit leicht erklärlich ist. Der Wind strömt also auch nach dem Moment des Verschwindens des Tones aus, und es ist somit von den oben erwähnten Fällen nur der letzte möglich.

Als Windrohr oder Windcanal figurirt die Luftröhre. Da diese unverhältnißmäßig enger als die Summe aller ihrer Verzweigungen bis zu den Terminalbläschen der Lungen hin ist, so muß die Luft durch diesen Canal bei der Ausathmung viel schneller strömen als in jenen Zweigröhren. Diese Geschwindigkeit ist abhängig von der Länge und Weite der Röhre, der Masse der Luft, welche in sie hineingetrieben wird, und von der Pression, unter welcher die einströmende Luft steht. Da nun aber die Luftröhre in der Stimmritze eine Oeffnung nach außen hat, deren Umfang nicht gleich dem Querschnitt der Luftröhre selbst, sondern wegen der Kehlkopfverengerung unter den

Digitized by

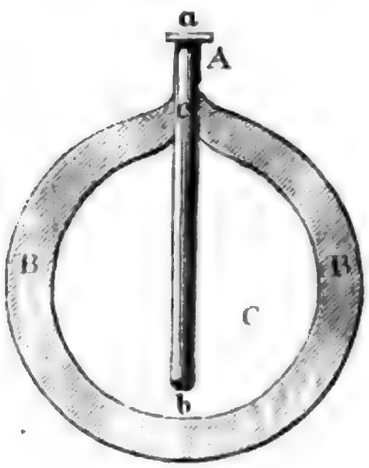
Stimmbändern, selbst wenn sich die Stimmritze so sehr als möglich erweitert hat, beträchtlich kleiner als dieser ist, so wird die Geschwindigkeit des Ausströmens stets größer sein, als sie ohne Gegenwart dieser engeren Mündung wäre; zugleich wird in dem Maaße als die Stimmritze sich verengert, die Compression der Luft wachsen, wenn die Exspirationsmuskeln auch mit dem gleichen Contractionsmaaß wirken, d. h. sich in gleicher Zeit um gleich viel zusammenziehen. Diese Verhältnisse sind bereits vorläufig besprochen worden.

Wir wissen, daß die elastischen Gewebe der Luftröhre eine Verlängerung und Erweiterung derselben zulassen, und zwar beträgt das Maximum der Verlängerung an der Leiche, bei einer Länge der Luftröhre von 9,5 Centimeter im erschlafften Zustande: 3,3 Centimeter, das Maximum der Erweiterung: in der Mitte ihrer Länge 2 Millimeter; in der Gegend des zweiten Knorpelringes 1 Millimeter: Maaße, welche während des Lebens niemals erreicht werden, indem der Druck und die Zugwirkung der hiebei thätigen Muskelkräfte weit unter denen stehen, welche bei den Experimenten an den Leichnamen angewendet wurden.

Eine Vergrößerung des Durchmessers wird bei dem Lebenden überhaupt nur an dem Stück der Luftröhre möglich sein, welches außerhalb der Brusthöhle gelegen ist; denn innerhalb der Brusthöhle wird das Gewebe der Lungen ebenso stark von den Exspirationsmuskeln gedrückt als das Gewebe der Luftröhre, und die Canäle in diesem Raum können höchstens nur ungleichförmig verengt, nie aber der eine oder der andere dabei ausgedehnt werden.

Man denke sich eine Röhre *A*, Fig. 101, oben (bei *a*) geschlossen, unten (bei *b*) offen und luftdicht in einen mit Luft erfüllten aus contractilen Wandungen (*B*) gebildeten Ballon (*C*) so eingefügt, daß ein Stück der Röhre noch außerhalb des Ballons sich befindet. Ziehen sich die Wandungen *B* zusammen, so bleibt in dem Röhrenstück *c b* der Druck auf die Außen- und Innenfläche der Röhrenwandung gleich; es kann dieses seine Form also nicht verändern. In dem Röhrenstück *c a* dagegen ist dieser Druck ungleich; denn von *A* her lastet auf der Außenfläche nur der Atmosphärendruck, von *b* her der Druck der contrahirten Wandungen des Ballons auf der Innenfläche der Röhre, welche deshalb, so weit sie außerhalb des Ballons sich befindet, ausgedehnt werden kann. Da nun bei der Luftröhre das Stück, welches außerhalb der Brusthöhle in der Halsgegend liegt, sehr kurz ist, zu seiner Erweiterung wegen der nicht unbeträchtlichen Resistenz ein sehr starker bei dem Tönen der Stimmbänder kaum vorkommender Druck gehört, so kann die Vergrößerung des Querdurchmessers der Trachea ganz vernachlässigt werden.

Fig. 101.



Was die Verlängerung der Luftröhre betrifft, welche durch Zug bei der Leiche in so hohem Grade möglich ist, so fragt es sich, ob eine Verlängerung überhaupt, ganz abgesehen vorläufig von deren Größe, während des Lebens hervorgerufen wird. Die Länge der Luftröhre ist durch die Entfernung des Kehlkopfes von der Einsenkungsstelle der Bronchialstämme in die Lungen bestimmt.

Vergrößert kann diese Länge nur dann werden, wenn wir diese beiden Punkte auseinanderzurücken im Stande sind. Die Beweglichkeit des einen Befesti-

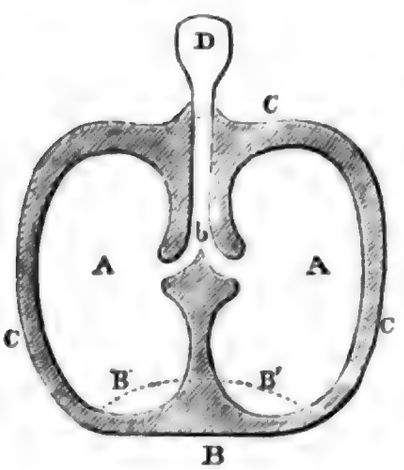
Digitized by Google

gungspunktes, nämlich des Kehlkopfes, werden wir weiter unten kennen lernen; diese Beweglichkeit ist evident: wir *sehen* die Bewegung. Daran ist aber durchaus noch nicht die Nothwendigkeit einer etwelchen Verkürzung oder Verlängerung geknüpft, denn es könnte der untere Punkt der Luftröhre mit dem oberen in gleichem Maaße auf- und abgehen, wobei die Entfernung beider natürlich gleich bliebe. Dabei würde also das ganze Rohr nur einfach auf- und abgeschoben. Dieses behauptet *Liscovius*[1]), indem er von dem Heben und Senken des Kehlkopfes sagt: »und zwar geschieht das alles ohne Zuthun seiner Hebe- und Senkemuskeln durch die *Hebung und Senkung des Zwerchfelles*.«

Dem stehen jedoch einige Bedenken entgegen. Bildeten die Lungen compacte Organe, wie z. B. die Leber, zugleich die Luftröhre eine starre Röhre, so wäre kein Zweifel, daß die Hebung und Senkung des Zwerchfelles diese Organe, wenn überhaupt Platz zu ihrer Verschiebung vorhanden wäre, auf- und abbewegen würde, wie eben die Leber auch durch dasselbe Spiel des Zwerchfellmuskels emporgehoben und herabgedrückt wird. Nach der Füllung der Lungen mit einem compressiblen Inhalt, nämlich mit Luft, lassen die gerade während der Exspiration am wenigsten zum Ausweichen bereiten Thorarwandungen und die biegsame, wegen ihrer Halbringe in sich zusammenschiebbare Luftröhre durchaus nicht erwarten, daß durch die Hebung des Zwerchfelles die Lunge und die Bifurcationsstelle der Trachea endlich diese selbst hinaufgeschoben und dabei noch in den Stand gesetzt werde, das durch die Schilddrüse nicht unbedeutende Gewicht des Kehlkopfes emporzuheben.

Versinnlichen wir uns diese Verhältnisse durch die schematische Figur 102,

Fig. 102.



in welcher *B* und *B' B'* die wechselnden Stellungen des Zwerchfelles, *CCC* die Thorarwandungen, *D* den Kehlkopf und die Luftröhre, *b* die Bifurcationsstelle derselben, *AA* die Lungen bezeichne. Wir denken uns die Thorarwandungen *CCC* in dem Moment der Exspiration im Begriff, durch die ihnen innewohnende Elasticität den ganzen Brustraum zu verkleinern. Es geschieht dies durch einen Druck von vorn nach hinten und zugleich auch von oben nach unten. Die untere Begrenzung dieses Raumes bildet das Zwerchfell, welches durch die elastischen Kräfte der Darmgase in seinem erschlafften Zustande von unten nach oben gedrängt wird. Durch dieses Emporsteigen des Zwerchfelles kann ein Körper verdrängt werden, selbst wenn er ein beträchtliches Gewicht hat. Jedenfalls wird aber derjenige doch am leichtesten dieser Gewalt weichen, welcher am beweglichsten ist. Dieses ist offenbar die Luft, deren Ausströmen weder eigene Schwere, noch andere Hindernisse sehr in dem Wege stehen. Zugleich ist das Lungengewebe elastisch; in diesem Moment im Begriff sich zusammenzuziehen und die Luft auszutreiben: lauter Umstände, welche die Näherung der einzelnen Lungentheile an einander begünstigen, und zwar in der Richtung von der Peripherie gegen den Mittelpunkt hin. Dächten wir uns die Lungen von vollkommen sphäri-

[1]) Physiologie der menschlichen Stimme, S. 53.

ſcher Geſtalt und den Druck in der Richtung aller Radien des Thoraxraumes gleich, ſo würde, wenn im Centrum jener die Einſenkungsſtelle der Luftröhre befindlich wäre, Ein- und Ausathmung, Füllung und Entleerung der Lungen vollkommen zu Stande kommen, ohne daß jene Einſenkungsſtelle nur im Mindeſten verrückt würde. Auch bei der Geſtalt der Lungen, ſo wie ſie wirklich iſt, darf der Punkt, von dem wir ſprechen, als wenig verrückbar betrachtet werden, indem nämlich derſelbe außerdem faſt gerade über jener Stelle des Zwerchfelles liegt, wo dieſes an der Wirbelſäule angeheftet iſt. Dieſe iſt aber gerade die wenigſt bewegliche. Die Verſchiebung nach oben wird jedoch immer um ſo größer, je ſtärker der Druck von unten nach oben im Vergleich mit dem entgegengeſetzten wird, alſo je größer die Abdominalreſpiration iſt.

Hat man bei einer Leiche den aus der Bruſthöhle hervorragenden Theil der Luftröhre ſammt dem Kehlkopf frei präparirt, alle übrigen Theile des Halſes und den Kopf entfernt, jene Partien dagegen auf eine mit Waſſer befeuchtete Glasplatte gelegt, um ihre Verſchiebbarkeit zu begünſtigen, ſo gewahrt man, wenn man von der geöffneten Bauchhöhle aus das Zwerchfell emporbrängt oder nach Entfernung des letzteren die Lungen ſelbſt etwas emporzuſchieben verſucht, keine entſprechenden Verſchiebungen des Kehlkopfes, weil offenbar das nachgiebige Gewebe zwiſchen den einzelnen Luftröhrenringen leichter eine gegenſeitige Annäherung derſelben als eine Lageveränderung des durch die Schilddrüſe nicht unbeträchtlich großen Gewichtes des Kehlkopfes zuläßt.

Ich habe, um über dieſe Verhältniſſe Aufſchlüſſe zu bekommen, mehrfache Viviſectionen an Kaninchen, einem Pferd und einem Schaf angeſtellt. Es ſtellen ſich hierbei zwiſchen den Reſultaten, die an den Kaninchen gewonnen wurden, und den bei den anderen Thieren erhaltenen bemerkenswerthe Unterſchiede heraus. Dieſe hängen mit der Art der Reſpiration zuſammen, welche bei dieſen Thierclaſſen bekanntlich verſchieden iſt. Nachdem die Thiere narkotiſirt worden waren, wurden Kehlkopf und Luftröhre, ſo weit dieſe außerhalb des Thoraxraumes gelegen iſt, frei gelegt. Bei allen ließ ſich eine abwechſelnde Contraction der Hebe- und Senkmuskeln des Kehlkopfes ohne Schwierigkeit wahrnehmen, und es fragte ſich nur weiter, ob hierbei der unterſte Punkt der Luftröhre ſtabil blieb, oder gleichzeitig mit auf- und abgeſchoben wurde. Ich ſchnitt deshalb die Lufröhre mitten durch. Bei den Kaninchen ging nun das untere Luftröhrenſtück entſprechend den Reſpirationsbewegungen auf und ab, und zwar in kaum merklich geringerem Umfang, als bei unverſehrter Luftröhre. Bei dem Schaf dagegen wurde daſſelbe Stück nur ganz wenig auf- und abgeſchoben, niemals aber in dem Maaße, als vor der Durchſchneidung.

Das an dem Kehlkopf hängende Luftröhrenſtück wurde alſo mit jenem hinauf- und herabbewegt und zwar beim Schaf verhältnißmäßig ſtärker als bei dem Kaninchen. Im Allgemeinen zeigte ſich: 1) daß bei keinem Thiere die Kehlkopfbewegung bloße Folge des Auf- und Niedergehens des Zwerchfelles iſt, welches eine Verſchiebung der ganzen Luftröhre mit ſammt dem Kehlkopf bewerkſtelligte; 2) daß jedoch bei den Thieren, welche vorwaltend Abdominalreſpiration haben, ſolche Verſchiebungen nebenbei in nicht unbeträchtlichem Grade vorkommen; 3) daß die rhythmiſchen und alternirenden Contractionen der Kehlkopfmuskeln direct von dem Centralorgan für die Athembewegung regulirt werden, und denen des Zwerchfells nicht paſſiv folgen, auch nicht reflectoriſch von dem Durchſtrömen der Luft durch den Kehlkopf angeregt werden; 4) daß

Digitized by Google

die Luftröhre, mag der Kehlkopf hoch oder tief stehen, nie vollkommen abgespannt wird, denn die Luftröhrenwunde klaffte, mochte das Eine oder Andere eben stattfinden.

Es ist aus alledem einleuchtend, daß der untere Punkt der Luftröhre weniger beweglich ist als der obere, welcher durch die Muskeln bei der Athmung sowohl als bei der Stimmbildung hinauf- und herabgezogen wird, was somit eine alternirende Verlängerung und Verkürzung des Windrohres voraussetzt. Diese kann an dem Steigen und Senken des Kehlkopfes bei dem Lebenden unmittelbar gemessen werden. Sie beträgt nach Liscovius im Maximum ½″ über und ½″ unter den gewöhnlichen Stand des Kehlkopfes, im Ganzen also 1″. Nimmt man als Länge der Luftröhre 4″ an, so beträgt die Differenz der extremen Längen und Kürzen 0,25 der ganzen Länge, wenn man den unteren Punkt als vollkommen feststehend betrachtet. Es fragt sich, was durch das Schwanken der Länge des Windrohres innerhalb solcher Grenzen physikalisch erreicht werden kann.

Schwankungen an der Länge des Windrohres können bei vielen Blasinstrumenten entsprechende Variationen von Tönen erzeugen, wie nur an wenigen Beispielen hier in Erinnerung gebracht werden möge.

1. Bei Flötenwerken

wird die in einer Röhre enthaltene Luftsäule bei dem Wegblasen über die Mündung oder eine seitliche Oeffnung der Röhre in Vibrationen versetzt, welche bei einer gewissen Geschwindigkeit ihrer Succession Töne erzeugen. Die Vibrationen sind möglich, die Röhre mag an beiden Enden offen sein oder bloß an dem einen. Die Töne bleiben sich gleich, wie auch immer das Material der Röhre sei, wenn nur die Länge dieser verschiedenen Röhren dieselbe bleibt, was die Annahme rechtfertigt, daß bei allen diesen Instrumenten die in ihnen eingeschlossene Luftsäule das primär Tönende ist. Nothwendige Bedingung des Tönens ist die fortdauernde Unterhaltung des Luftstromes bei dem Anblasen, wodurch aber nicht etwa eine ebenso fortdauernde Strömung der Luft durch die Pfeife erzeugt werden müßte; denn es sprechen bekanntlich auch gedeckte Pfeifen an, bei welchen ein solches Durchströmen undenkbar ist. Der Grundton der letzteren ist ein anderer als der der offenen Pfeife. Der der letzteren ist nämlich eine Octave höher als der der ersteren, wenn beide gleich lang sind. Bei der gedeckten liegt der Schwingungsknoten an dem geschlossenen Ende, bei der offenen in der Mitte der ganzen Länge.

Der Ton einer Luftsäule nimmt an Höhe mit deren Länge ab und in dem Maaße zu, als die Luftsäule sich verkürzt. Nun lassen sich aber bei gleichbleibender Länge einer Röhre ganze Reihen von Tönen durch die Modificationen der Stärke des Anblasens hervorbringen, indem diese nämlich einen unmittelbaren Einfluß auf die Summe der Schwingungsknoten und damit auf die Höhe des erzeugten Tones haben (Biot und Hamel); dabei entsprechen die Töne der gedeckten Pfeife der Reihe der ungeraden Zahlen, die der offenen der einfachen Reihe der natürlichen.

Die bei Anwendung einer gedeckten Röhre hervorgebrachten Töne waren folgende:

C	*g*	*e*	$\overline{ais}$	+ $\overline{\overline{d}}$	$\overline{\overline{fis}}$	— $\overline{\overline{as}}$	+ $\overline{\overline{h}}$
1	3	5	7	9	11	13	15

Digitized by Google

die bei Anwendung einer offenen dagegen:

—	=	≡	≡	≡	≡	≡	≡	≡	≡
g	*g*	*d*	*g*	*h*	*d*	*f*	*g*	*c*	*d*
1	2	3	4	5	6	$7^1/_9$	8	$10^2/_3$	12

Durch die Natur der Luftsäulen wird nur ihr Grundton, nicht das Gesetz ihrer Tonreihen, welche sie bei verschieden starkem Anspruch geben, geändert, und zwar so, daß sich diese Grundtöne bei verschiedenen Luftarten aber bei gleichem Druck und derselben Temperatur und gleichen Längen ihrer Säulen umgekehrt verhalten, wie die Quadratwurzeln ihrer Dichtigkeiten.

2. Bei Zungenpfeifen.

Vorläufig sei hier nur bemerkt, daß wir unter einem Zungenwerk eine solche Vorrichtung verstehen, bei welcher die Luftsäule eines Rohres nicht das einzig Schwingende ist, sondern wobei noch eine kleine, entweder durch Cohärenz oder gewisse variable Spannungsgrade elastische Platte mitschwingt, und zwar so, daß deren Schwingungen von den Luftschwingungen eines Ansatz- oder Windrohres modificirt werden und umgekehrt.

Hier ist zunächst nur der Einfluß des Windrohres auf den Ton der membranösen Zungen zu berücksichtigen[1]), während noch außerdem verschiedene Umstände auf ihn von Einfluß sind. Es vertieft sich der Ton in dem Maaße, als man das Windrohr verlängert, und zwar durch alle halben Töne jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze, indem die Vertiefung keine Octave erreicht. Verlängert man das Windrohr weiter, so springt der Ton wieder zurück, wird hoch, um dann bei fortgesetzter Verlängerung des Windrohres wieder tiefer zu werden, wieder zurückzuspringen u. s. f., wie ein einziges Beispiel aus Müller's Versuchen hier zeigen möge, bei welchem er eine einfache beim Anspruch mit dem Mund $\overline{h}$ gebende Kautschukzunge ohne Ansatzrohr durch verschieden lange Windröhren zum Tönen brachte.

Bei einer Länge des Windrohres von 4‴ 6‴‘ kam der Ton $\overline{ais}$ zum Vorschein.
" " " " " " 9‴ 10‴‘ " " " $\overline{a}$ " "
" " " " " " 13‴ " " " $\overline{gis}$ " "
" " " " " " 15‴ 6‴‘ " " " $\overline{g}$ " "
" " " " " " 17‴ 6‴‘ " " " $\overline{fis}$ " "
" " " " " " 19‴ " " " $\overline{f}$ " "
" " " " " " 20‴ " " $\overline{f}$ u. $\overline{ais}$ " "
(Sprung des Tones).
" " " " " " 24‴ 6‴‘ " " " $\overline{a}$ zum Vorschein.
" " " " " " 27‴ 6‴‘ " " " $\overline{gis}$ " "
" " " " " " 29‴ " " " $\overline{g}$ " "
" " " " " " 32‴ " " " $\overline{fis}$ " "
" " " " " " 35‴ " " " $\overline{f}$ u. $\overline{ais}$ " "
(Sprung des Tones).
" " " " " " 37‴ " " " $\overline{a}$ zum Vorschein.
" " " " " " 42‴ " " " $\overline{gis}$ " "
" " " " " " 46‴ " " " $\overline{g}$ " "

[1]) Cf. J. Müller's Handbuch der Physiologie. Bd. II. S. 167.

Digitized by Google

Ganz abgesehen von dem Entscheid der Frage, ob das menschliche Stimmorgan ein Zungenwerk darstelle oder nicht, was einem späteren Abschnitt vorbehalten bleibt, sieht man wenigstens jetzt schon, daß die bei dem Lebenden vorkommenden Schwankungen der Längen seiner Luftröhre für sich und auch in Verbindung mit den Stimmbändern keineswegs so ausgiebig sind, daß von ihnen der ganze Umfang anstimmbarer Töne abhängig gedacht werden könne, um so weniger, als erstens hohe sowohl wie tiefe Töne, wenn auch mit einer gewissen Anstrengung, bei gleich hohem Stand des Kehlkopfes, also gleicher Länge der Luftröhre, hervorgebracht werden können; zweitens weil gerade die tiefen Töne mit Leichtigkeit bei möglichster Kürze der Luftröhre (tiefstem Stand des Kehlkopfes), die hohen dagegen bei möglichster Länge der Luftröhre (höchstem Stand des Kehlkopfes) ansprechen, während bei den Flötenwerken gerade das Umgekehrte stattfindet.

Da nun Länge oder Kürze der Luftröhre nicht über Höhe oder Tiefe des Tones entscheidet, so ist sofort hier zu untersuchen, welchen anderen Zweck solche Schwankungen in der Länge dieses Windrohres haben können. Rinne[1]) hat bereits die Vermuthung ausgesprochen, daß sich die Luftröhre wie ein künstliches Rohr, dessen Wandungen verschiedene Grade der Festigkeit annehmen können, verhalten möge. Aus Savart's Versuchen ist nämlich bekannt, daß, wenn man die Wandungen einer Pergamentröhre mehr und mehr befeuchtet, der Eigenton der Röhre entsprechend sinkt, so daß z. B. der Ton einer 1' langen Röhre sich um mehr als zwei Octaven dabei vertieft. Was hier Trockenheit und Befeuchtung an der Festigkeit der Wandungen verändert, dasselbe kann an der Luftröhre durch Spannen und Abspannen erzielt werden. Rinne stellt diesen Vergleich hypothetisch hin, und gesteht ihm nur dann eine Gültigkeit zu, wenn erwiesen wird, daß die Elasticitätsverhältnisse des elastischen Gewebes an der Luftröhre im Verhältniß zu den verschiedenen nicht sehr extremen Spannungsgraden bei dem Lebenden ausreichen, für jeden innerhalb des Stimmumfanges liegenden Ton eine kräftige Resonanz herzustellen.

Zur Begründung seiner Hypothese bringt er indessen noch die Erfahrung bei, daß besonders bei dem Anstimmen tiefer Töne nicht allein Kehlkopf und Luftröhre, sondern auch, vornehmlich bei einer gewissen Dünne, die Thoraxwandungen deutlich mitschwingen. Dieses Erzittern hört auf, sobald man den Kehlkopf bei dem Anstimmen desselben tiefen Tones in die Höhe zieht.

Die Fragen, welche in dieser Beziehung zunächst zu beantworten waren, habe ich in folgender Weise zu lösen gesucht: Ich hatte zwei Labialpfeifen von dem Durchmesser einer mittelweiten Luftröhre über ihrem Aufschnitt abgesägt; auf diese wurden bald Röhren von dünnem Holz, bald gleich hohe Luftröhrenstücke aufgebunden und im erschlafften und gespannten Zustande angesprochen. Dabei zeigte sich erstens, daß die Luftröhren im Vergleich mit gleich langen Holzröhren immer tiefere Töne geben, die Luftröhre mag gespannt oder erschlafft sein. Denn eine um 8 Millimeter kürzere und erschlaffte Luftröhre gab denselben Ton wie eine um so viel längere Holzröhre, und eine sehr gespannte Luftröhre gab im Vergleich mit einer gleich langen Holzröhre tiefere Töne.

Wurde ein 33 Millimeter langes, an einem Ende geschlossenes Luftröhrenstück während des Tönens bis zu 47 Millimeter ausgedehnt, so betrug

[1]) Ueber das Stimmorgan und die Bildung der Stimme. J. Müller's Archiv 1850. S. 48.

Digitized by Google

das Intervall einen ganzen Ton. Wenn sich nun eine Schallwelle in einer cylindrischen Luftsäule fortpflanzt, so ist ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Geschwindigkeit des Schalles genau gleich. Die letztere zu 1024 Fuß angenommen, so würde in einer Röhre von $\frac{1024}{2}$ Fuß Länge die Schallwelle eine Secunde brauchen, um sich durch dieselbe fortzupflanzen; d. h. es würde in einer Secunde eine einzige Schallwelle hindurchgehen. Zwei gingen hindurch bei einer Röhrenlänge von $\frac{512}{2}$, so daß also bei einer beliebigen Röhrenlänge $= L$ in einer Secunde $\frac{1024}{2L}$ Schallwellen hindurchgehen würden. Dies ist der bei dem schwächsten Blasen zum Vorschein kommende tiefste Ton der Röhre[1]).

Das Stück Holzpfeife, an welcher die Luftröhre angebunden war, hatte 54 Millimeter Länge. Die ganze Pfeifenlänge war demnach zuerst 87 Millimeter $= 0{,}390'$. Durch Dehnung der Luftröhre wurde sie 101 Millimeter $= 0{,}447'$. Denkt man sich beide Pfeifen ganz von Holz, so ist die Schwingungsmenge S in der einen $\frac{1024}{0{,}780}$, in der anderen $S' = \frac{1024}{0{,}894}$, also $S : S' =$ 1312,8 : 1145,4 = 1,146 : 1. Es steht also der höhere zum tieferen Ton in einem Verhältniß, welches zwischen großer und übermäßiger Secunde liegt; jene nämlich hat die Zahl 1,125000, diese 1,17187. Wenn nun also statt der berechneten Zahl 1,146 mit voller Bestimmtheit, wofür ich mit meinem Gehör bei so kleinen Differenzen nicht mehr einstehen kann, der Ton mit der Zahl 1,125 beobachtet wird, so heißt dies: die durch Spannung der Luftröhre herbeigeführte Verlängerung vertieft den Ton nicht genau um eben so viel, als die bloße Verlängerung ohne Spannung thun würde, allein die Differenz ist viel zu klein, als daß man annehmen könnte, die Grundtöne der als Pfeife figurirenden Luftröhre würden, außer durch die Länge, auch durch die Spannungsgrade der Röhrenwandung irgendwie erheblich modificirt. Nur das läßt sich behaupten, daß, weil der Ton der Luftröhre immer etwas tiefer liegt als der der Holzröhre, auch die tiefen Töne der Stimme eine kräftigere Resonanz in diesem Theile der Stimmorgane finden werden als die hohen, wie uns schon für unser Gefühl die höheren und höchsten Töne viel weniger »aus der Brust zu kommen« scheinen, als die tieferen und tiefsten. Wir werden weiter unten noch einmal hierauf zurückkommen.

3. Der Stimmkasten.

Ein aus knorpligen Theilen zusammengefügter Aufsatz auf der Luftröhre enthält die tongebenden Zungen; es ist dies der Kehlkopf, welcher den Raum umschließt, in welchem die Stimmbänder, durch den zwischen ihnen hindurch streichenden Luftstrom erschüttert, vibriren. Die einzelnen Theile desselben und deren physikalische, chemische und histologische Eigenschaften haben wir in der ersten Abtheilung unserer Untersuchungen kennen gelernt; hier handelt es sich um ihre morphologischen und mechanischen Verhältnisse.

Als unmittelbare Fortsetzung der Luftröhre, deren Endstück er darstellt, zeigt der Kehlkopf Knorpelplatten, die unter einander zur Herstellung eines Röhrenstückes durch weitere Gewebemassen verbunden und überkleidet sind.

---

[1]) Cf. Biot, Experimentalphysiologie, übers. von Fechner. Bd. II. S. 96.

Digitized by Google

Wenn die Verschiebung der einzelnen Luftröhrenringe gegen einander mehr gleichgültig und ihrer einfachen Form wegen an sich schon mehr geregelt ist, so bedarf es dagegen an dem Kehlkopf eines gewissen Regulatives für die Bewegung der Theile gegen einander, indem dieselbe bestimmter physikalischer Leistungen wegen einen nicht unbeträchtlichen Umfang haben muß und gleichzeitig einer durch die Anordnung der Theile selbst beschränkten Willkür unterstellt ist. Es wird somit Articulation und Flächenausdehnung behufs des Ansatzes der bewegenden Muskeln die Form dieser obersten Luftröhrenringe bestimmen, und ihr Lumen von dem Verhältniß der Stimmbandlängen zu dem Breitendurchmesser des ganzen Stimmkastens abhängen müssen.

Zur Hervorbringung von Tönen brauchte der Stimmkasten nur bis unmittelbar über den Stimmbändern ringsum geschlossen zu sein; zur Articulation der Laute ist dagegen die concentrirte Fortleitung der Luftschwingungen (des Windes) bis zu der äußeren Mund- und Nasenöffnung nothwendig, weshalb die obere Apertur des Kehlkopfes in der oberen Horizontalebene des vierten Halswirbels unmittelbar in die Schlundhöhle mündet, von dieser jedoch zeitweise durch eine bewegliche Klappe (den Kehldeckel) abgesperrt werden kann. Demgemäß setzt sich auch die Nasen- und Mundschleimhaut über den Kehldeckel in das Cavum des Kehlkopfes fort, umhüllt rückwärts die Gießbeckenknorpel, und füllt unter Entwickelung reichlicher Bindegewebmassen und elastischen Gewebes die Lücken zwischen der äußeren Fläche dieser und des obersten Theiles der Innenwand des Schildknorpels aus, um sich dann in die vordere Wand des Schlundes fortzusetzen.

Um sich eine ideale Figur des ganzen Stimmkastens, so weit er aus Schild- und Ringknorpel gebildet ist, zu entwerfen, hat man seine Durchmesser in verschiedenen Höhen zu messen und diese vertikal übereinander zu legen. Ich habe diese Bestimmungen zunächst an einem sehr entwickelten männlichen Kehlkopf vorgenommen. Hierbei ergaben sich folgende Verhältnisse:

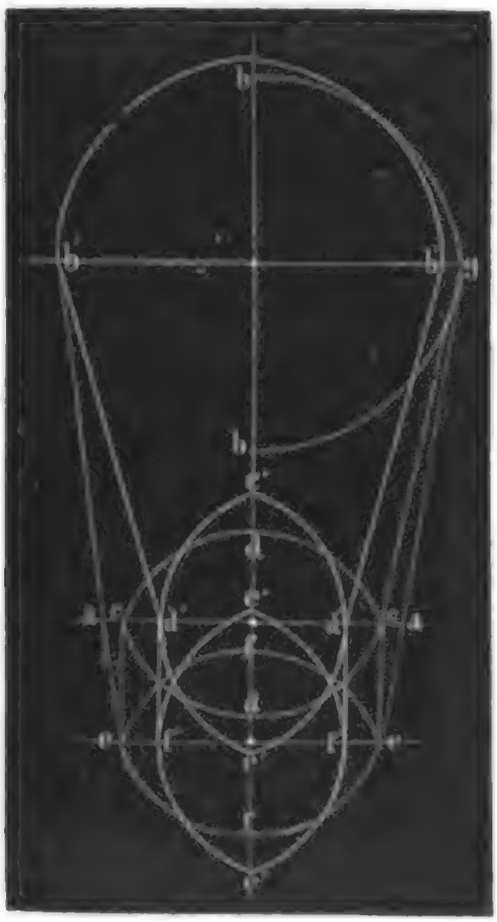
a 24,5 Millim. längerer Durchmesser der Cart. cricoidea an ihrem unteren Rand.
b 17,0 » querer » » » » »
c 29,0 » Längsdurchmesser der oberen Apertur des Kehlkopfes, von dem Gipfel der Cart. cricoidea zum inneren Winkel der Cart. thyreoidea.
d 17,5 » querer Durchmesser, am oberen Rand der Cart. cricoidea gemessen.
e 33,5 » querer Durchmesser von der Mitte des oberen Randes der einen Hälfte der Cart. thyreoidea zu demselben Punkt der anderen.
f 16,0 » querer Durchmesser der Cart. cricoidea unmittelbar unter der durch die Verdickung der Innenfläche entstehenden Verengerung des Ringes.
g 22,0 » Längsdurchmesser an derselben Stelle.
h 36 » schiefer Längsdurchmesser von dem Winkel des Schildknorpeleinschnittes zu dem höchsten Punkt des Ringknorpels.

Senkrechte Entfernung von a und g: 10,5 Millimeter.
» » » b und dem hinteren Rand der Cart. cricoid. 29,9 Millimeter.
» » » b und d: 23 »
» » » g und d: 7,5 »
Möglichst große Entfernung von g und f: 32,5 »

Digitized by Google

Hieraus ergiebt sich die ideale Figur 103, an welcher man sieht, daß der knorplige Stimmkasten einen seitlich etwas zusammengedrückten Kegel darstellt, welcher in der Gegend des untersten Viertels seiner ganzen Höhe eine Verengerung besitzt, die circa 5,6 Millimeter des längeren Durchmessers eines durch die übrigen Punkte bestimmten Kegelschnittes (*a a*) an dieser Stelle beträgt. Außerdem ist zum Verständniß der Figur noch Einiges zu bemerken: Die punktirten Linien begrenzen dieselben Durchschnittsebenen wie die ausgezogenen, nur sind die gleichnamigen Durchmesser rechtwinklig auf einander gezeichnet, so daß wir also in jeder Ebene zwei Durchschnittsflächen liegen finden, und zwar in der Weise, daß bei den punktirt umgrenzten der Längsdurchmesser mit der horizontalen, bei den anderen mit der senkrechten Linie zusammenfällt. *b b* und *b' b'* ist der Querdurchmesser des Schildknorpels von der Mitte des oberen Randes der einen Hälfte der Cartilago thyreoidea zu demselben Punkt der anderen Hälfte gezogen; *c c* und *c' c'* der Längsdurchmesser, *d d* und *d' d'* der Querdurchmesser in der Gegend der Verengerung der Cartilago cricoidea, *e e* und *e' e'* der Längsdurchmesser am unteren Ende des Ringknorpels, *f f* und *f' f'* der Querdurchmesser an derselben Stelle. Alle Durchmesser sind in der Figur so groß, wie an jenem Kehlkopf, und die Schneidepunkte der Constructionslinien so weit entfernt, als in der Natur die einzelnen Schnitte. Die Absicht bei dieser Figur ist, zu zeigen, wie am Schildknorpel die Querdurchmesser viel rascher abnehmen als die Längsdurchmesser, am Ringknorpel von der Verengerung an nach abwärts die Abnahme der Längs- und Querdurchmesser ganz gleich ist; denn die Linien *c e* und *d' f'* laufen ganz parallel, während *d' b'* und *g e* von oben nach abwärts divergiren. Daraus ergiebt sich, daß die Windstärke zunächst unter den Stimmbändern durch jene allseitige Verengerung des Kehlkopfraumes beträchtlich vermehrt wird, um sofort mehr in linearer Richtung entsprechend der Lagerung der Stimmbänder zu wirken, wobei schließlich der Luftstrom in Form eines Prisma, und zwar am meisten verdichtet in der Richtung der auf der Basis desselben rechtwinklig stehenden Achse, den Rest des Kehlkopfes durchsetzt, Verhältnisse, welche nicht gleichgültig sind, wie sich aus der Betrachtung der Schallbecher-Theorie ergiebt.

Fig. 103.



Diese Gestalt des Hohlraumes wird zwar durch die Schleimhaut und das elastische Gewebe sehr modificirt, so jedoch, daß sich die wesentlichen Eigenthümlichkeiten dieser Grundform auch an dem mit anderweitigen und theilweise beweglichen Gewebsmassen ausgekleideten Knorpelgerüst wieder erkennen lassen.

Um hierfür eine Anschauung zu gewinnen, wurden an drei Leichen Mes-

Digitized by Google

fungen vorgenommen, nämlich an dem Kehlkopf A und B zweier älterer Männer aus den funfziger Jahren, und C eines jungen Mannes von 27 Jahren, welcher faſt den umfangreichſten Kehlkopf hatte, der mir vorgekommen iſt.

	A	B	C	Mittel.
Die Entfernung der Cornua majora der Cart. thyreoidea betrug an ihrer Baſis:	47	42	51,5	46,8 Mill.
Die Entfernung der Baſis der Cornua majora von dem Winkel des Schildknorpels:	46	40,1	42	42,7 »
Form der Oeffnung dreieckig, Spitze vorn, Baſis hinten.				
Die Entfernung der Baſis beider Cornua minora von einander:	31,2	34,5	35	33,5 »
Entfernung der Baſis der Cornua minora vom Schildknorpelwinkel:	37,5	34,8	31	34,4 »
Form dreieckig, Baſis hinten, Spitze vorn.				
Oeffnung unmittelbar unter dem Kehldeckel. Form dreieckig:	Baſis: 12,8	9,5	12	11,4 »
Baſis vorn, Spitze an der Spitze der Gießbeckenknorpel.	Seite: 27,5	20,8	22	23,4 »
Oeffnung in der Ebene der Stimmbänder. Form dreieckig, wenn die Glottis am weiteſten iſt:	Baſis: 17	17	15,3	16,4 »
Die Spitze vorn, die Baſis hinten.	Seiten: 22,1 / 25	15,0 / 19	19 min. / 25 max.	18,7 » / 23
Obere Oeffnung der Cartilago cricoidea unmittelbar unter den Stimmbändern. Form eiförmig, ſtumpfes Ende nach vorn.	Größter Quer-Durchmeſſ. 11	11	14,8	12,2 »
	Entfernung deſſelben vom vorder. Rand 6	6,5	8	6,8 »
	Längsdurchmeſſ. 17	21	26,2	21,4 »
Untere Oeffnung der Cartilago cricoidea.	Querdurchm. 16,5	17,4	18,5	17,4 »
Form: elliptiſch.	Längsdurchm. 17	18	18,5	17,8 »

Der größte Querdurchmeſſer der ovalen Oeffnung rückt deren hinterem Ende unterhalb der Stimmbänder immer näher, und fällt in der Gegend dieſer mit demſelben zuſammen, wodurch daſelbſt die dreieckige Form der Oeffnung wenigſtens für den Fall, in welchem ſie die größte Weite hat, hergeſtellt wird. Zugleich erſcheint die Maſſe der Weichtheile zwiſchen der Peripherie der Oeffnung und den beiden Hauptknorpeln an der Spitze des Dreiecks am kleinſten, ſo zwar, daß dieſe Spitze in der Höhe der Stimmbänder unmittelbar an Knorpelmaſſe, nämlich die der Cartilago thyreoidea, anſtößt.

Digitized by Google

Es ist begreiflich, daß sich der Cubikinhalt des Kehlkopfraumes wegen seiner nicht ganz einfachen Form und der Schwierigkeit ganz genauer Messungen an Durchschnitten auch nicht genau aus diesen berechnen ließe. Ich zog es daher vor, durch Wägung der Wassermenge, welche den Kehlkopf bei senkrechter Aufstellung vollfüllte, den Rauminhalt seiner Höhle zu bestimmen, und fand bei den Leichen, welche mir zu Gebote standen, folgende Größen:

Alter.	Geschlecht.	Cubikinhalt in Cubik-Centimetern. bei möglichster Annäherung der Gießbeckenknorpel von einander.	bei möglichster Entfernung der Gießbeckenknorpel von einander.	Procentische Vergrößerung d. Kehlkopfraumes.
4 Monat	männlich	0,4	0,5	25 %
9 Jahre	männlich	0,5	1	100
24 »	weiblich	2,8	3,4	21
50 »	weiblich	3,8	4,3	13
20 »	männlich	5	9	80
34 »	männlich	5	7	40
40 »	männlich	6	8	33
50 »	männlich	7,3	10,8	47
50 »	männlich	7,8	10,8	38

Daraus ergiebt sich, daß der Raum des ganzen Organes bei Frauen sowohl als bei Männern um ein Beträchtliches, beim Mann im Maximum um 56%, beim Weib um 35% gegen das höhere Alter hin sich vergrößert, daß er bei dem Mann im Durchschnitt noch einmal so groß ist, als bei dem Weibe, und endlich daß er in der frühesten Zeit nur unbeträchtlich kleiner, also relativ viel größer ist als bei dem Kinde von 9 Jahren. Die Vergrößerung des Raumes bei Entfernung der Gießbeckenknorpel von einander bezieht sich natürlich ausschließlich auf den Oberstimmbandraum und scheint mit Alter und Geschlecht in keiner näheren Beziehung zu stehen.

Das Knorpelgerüst des Stimmkastens ist in theils contractile, theils elastische Gewebemassen eingebettet, durch dieselben zu einem trichterförmigen Aufsatz auf der Luftröhre ergänzt, und kann dadurch jetzt als ein Ganzes in seinem Verhältniß zu den Nachbartheilen betrachtet werden.

Von der Beweglichkeit des Kehlkopfes ist bereits die Rede gewesen. An seiner Bewegung participirt zu gleicher Zeit ein an seine Vorderfläche angeheftetes Organ, die Schilddrüse. Wir müssen ihrer hier Erwähnung thun, weil man sie für direct wichtig zur Stimmbildung gehalten hat, wenn auch mit Unrecht; weil sie aber ferner einen nicht zu leugnenden indirecten Einfluß auf sie ausübt, wie man aus der Veränderung der Stimme bei dem Auftreten des Kropfes ersehen kann.

Das Gewicht und Volum dieser Blutdrüse schwankt bekanntlich innerhalb der normalen Grenzen nicht unbeträchtlich (bei einem 32jährigen Mann z. B. wog sie 100,5 Gramme, bei einem 50jährigen Weibe 149 Gramme). Ihre Form und Structur kann als bekannt vorausgesetzt werden, nur sei hier erinnert, daß sie unterhalb der Mitte des Schildknorpels vor dem Bogen des Ringknorpels und dem oberen Ende der Luftröhre ihre Lage hat, und mit ihren beiden Hörnern an den Seitenplatten des Schildknorpels bis zu deren obe-

Digitized by Google

ren Rand emporsteigt. Kurzes festes Bindegewebe heftet sie im normalen Zustande an die vordere Fläche des Ringknorpels, lockeres dagegen an den Schildknorpel und die Luftröhre. Dadurch wird dieses Organ gezwungen, bei den Ortsveränderungen des ganzen Kehlkopfes mitzugehen, ohne daß durch seine Verbindung mit diesem die Bewegung der beiden Kehlkopfknorpel gegeneinander behindert wäre. Das Letztere muß geschehen, wenn bei pathologischer Vergrößerung und Gewichtszunahme etwa eine festere Verwachsung der Rückfläche der Hörner mit den Platten des Schildknorpels herbeigeführt würde. Die Ortsveränderung des Kehlkopfes im Ganzen wird ebenfalls unter solchen Umständen behindert, aber erst bei sehr großer Hypertrophie der Drüse fast ganz aufgehoben werden können.

Einer Betrachtung der Blutgefäße und der Structur dieses Organes können wir hier enthoben bleiben, da Ecker bereits in diesem Werk[1]) die Ansichten derer widerlegt hat, welche eine directe Beziehung der Schilddrüse zu der Stimmbildung vorausgesetzt haben.

Die Bewegung des Kehlkopfes erfolgt bald willkürlich, bald unwillkürlich und wird durch einen Muskelapparat bewerkstelligt, dessen Theile zur Hebung und Senkung einander antagonistisch entgegenarbeiten.

A. Muskelapparat des ganzen Kehlkopfes.

Gehoben wird er durch die Musculi biventres, geniohyoidei, mylohyoidei, genioglossi, styloglossi, hyoglossi, stylohyoidei, stylopharyngei, thyreopalatini[2]) und hyothyreoidei. Rückwärtsbeugen des Kopfes unterstützt ihre Wirkung. Gesenkt wird er durch die Musculi sternohyoidei, sternothyreoidei und omohyoidei.

---

[1]) Das Handwörterbuch Bd. IV. S. 112, 113.

[2]) Liscovius a. a. O. S. 8.

Digitized by Google

Sämmtliche Muskeln wurden bei einem außerordentlich kräftig gebauten Leichnam rein präparirt, frisch gewogen und gemessen.

Namen der Muskeln.	Gewicht in Grammen.	Maaße in Millimeter. Länge.	Breite.	Querschnitt [1]).
M. sternohyoideus	6,3~5	124	12	0,4867
M. sternothyneoideus	4,690	112	35 oben; 10a. Sternum	0,3957
Beide Bäuche des digastricus, ohne Sehnen	6,235 (3,117 Hälfte des ganzen Gewichtes).	60 der hintere Bauch 37 der vordere Bauch	20	0,6075
M. styloglossus	3,395	68	6	0,4593
M. stylopharyngeus		58	4,9	
M. stylohyoideus		73	6	
M. mylohyoideus	4,845	der Mittellinie: 48 der äußeren Begrenzungslinie: 80	an d. oberen Befestigung: 48 an der unteren: 12	1,5264
M. geniohyoideus	im Ganzen: 7,160 die symmetr. Hälfte 3,555	40	37	0,84002
M. omohyoideus	3,128	150	10	0,1971
M. hyoglossus	2,475	55	13	0,4253
M. hyothyreoideus	2,195	42	25	0,4962

Demnach beträgt das Gewicht 1) sämmtlicher Herabzieher 14,303
das 2) sämmtlicher Hebemuskeln des Zungenbeins und Kehlkopfes 17,387
jeder Seite, und 1) 28,606
2) 34,774 beider Seiten zusammen.

Differenz: 6,168 Gramme.

Die Summe der Querschnitte der Herabzieher beträgt: 1,0795 Centimeter
die der Querschnitte aller Hebemuskeln dagegen: 4,3549 »

Differenz: 3,2754

im Mittel: 0,35983 Centimeter.
0,72578 »

0,36595 Differenz.

An die Aufzählung dieser Muskeln reihen sich unmittelbar folgende Betrachtungen an:

1) Zahl und Masse der Muskeln, welche den Kehlkopf heben, ist größer

[1]) Berechnet in Quadrat-Centimetern nach der Formel: $\frac{P}{p \times L}$; cf. das Handwörterb. III. 2. Abth. S. 87.

Digitized by Google

als die seiner Herabzieher. Das Gewicht des Organes, durch die daran befestigte Schilddrüse vergrößert, unterstützt die antagonistische Wirkung der an sich schwächeren Herabzieher. Hält man sich an die mittleren Werthe des Querschnitts beider Muskelgruppen, so läßt sich mittelst der von Weber gefundenen Daten (das Hdwtbch. Bd. III. Abth. 2 S. 91) berechnen, wie groß der Ueberschuß an absoluter Kraft für die Hebemuskeln gegenüber den Herabziehern ist.

Weber nimmt für 1 □Centimeter Querschnitt, als Maaß der Muskelkraft, die Zahl 1,087 Kilogramme an. Der Querschnittüberschuß der Hebemuskeln in unserem Falle betrüge circa 0,3 □Centimeter. Setzen wir für 1 □Centimeter 1000 Gramme, so erhalten wir für 0,3 Centimeter:

$$1 : 1000 = 0{,}3 : x$$
$$x = 300 \text{ Gramme.}$$

Das Gewicht des ganzen Kehlkopfes eines jener Muskulatur entsprechenden Cadavers liegt zwischen 50 und 60 Grammen, das Gewicht der Schilddrüse sei 100 Gramme, so bliebe noch ein Kraftüberschuß von derselben Größe (150 Gramm), theils verwendbar zur Hebung der dem Kehlkopf angehefteten anderen Weichtheile, theils zur Ueberwindung der elastischen Kräfte der Luftröhre. Denn nach den oben mitgetheilten Messungen der Dehnung der Luftröhre bedürfen wir bei einem Röhrenstück von 5,5 Centimeter keine vollen 50 Gramme, um die im Leben vorkommende Verlängerung herbeizuführen. Eine Röhre von 9,5 Centimeter wird durch dasselbe Gewicht um 12 Millimeter ausgedehnt, so daß nach Abzug dieser für die Dehnung disponibel bleibenden Kraft von 50 Grammen immer noch eine von 100 zu weiteren Zwecken verwendbar ist. Die Hebemuskeln werden, während der Kehlkopf sich in der mittleren Lage seiner Ruhe befindet, durch dieses Gewicht und die Elasticität der Antagonisten den Grad der Spannung besitzen, welchen die Muskeln in ihrer Ruhe überhaupt haben. Nachlaß der Spannung in den Herabziehern wird, wenn das Gewicht des Kehlkopfes mit der Schilddrüse es erlaubt, unmittelbar ein Uebergewicht der Hebemuskeln in Wirksamkeit treten lassen, in Folge dessen der Kehlkopf auch dann steigen müßte, wenn nur die elastischen Kräfte und nicht die active Contractilität der Hebemuskeln Spielraum gewännen. Nun finden wir sämmtliche Herabzieher des Kehlkopfes mit ihrem einen Endpunkte an Theile befestigt, welche bei den Respirationsbewegungen auf- und niedergehen. Man sollte also erwarten, daß, wenn Brustbein und Schulterblatt in die Höhe steigt, wie bei der Einathmung, auch der Kehlkopf dadurch zum Steigen gebracht würde; denn dabei rücken die beiden Endpunkte der Herabzieher einander näher; es müßten die letzteren also abgespannt werden und die Antagonisten würden den Kehlkopf heben. Davon findet jedoch das Gegentheil statt: der Kehlkopf *sinkt* während der Einathmung und um so mehr, je tiefer diese ist, und steigt bei der Ausathmung.

Schon daraus folgt dasselbe, was wir oben bei unseren Vivisectionen beobachtet haben, nämlich, daß diese Bewegung des Kehlkopfes von einer directen, alternirenden Muskelcontraction abhängig gedacht werden muß, und es entsteht nur die Frage, was mit diesem Auf- und Absteigen für den Mechanismus der Respiration gewonnen wird, insofern derselbe nämlich zur Production von Tönen beiträgt.

Alle Vorgänge am und im Kehlkopf deuten darauf hin, daß die Summe der der Luftströmung sich entgegenstellenden Widerstände bei der Einathmung möglichst gering, bei der Ausathmung dagegen vergrößert werde. Mit Erweiterung der Stimmritze nimmt bei der Einathmung die Weite der Luftröhre auf Kosten ihrer Länge zu, bei der Ausathmung verengert sich die Stimm-

Digitized by Google

ritze, und der Querdurchmesser der Luftröhre nimmt entsprechend ihrer Verlängerung ab. Gleichwohl dauert die Inspiration etwas länger als die Exspiration, bei welcher zugleich, in Folge der Temperaturerhöhung und der Tension des Wasserdampfes der Ausathmungsluft, deren Volum größer wird, als das der Einathmungsluft war. Es muß also in einem Moment der Exspiration die Pression, unter welcher die Luft steht, immer größer sein, als der sogenannte Inspirationsdruck in einem Moment ist, mag sich nun der Ex- und Inspirationsdruck im Ganzen verhalten wie er wolle, und worüber die Angaben der Autoren untereinander im Widerspruch stehen[1]).

Da nun die Production von Tönen und Lauten für gewöhnlich mit dem Act der Ausathmung erfolgt, so ist wenigstens für die mittlere Stimmlage der Mechanismus jeden Augenblick schlagfertig, so daß es nur noch der gehörigen Einstellung oder Opposition der übrigen Theile bedarf, um die Stimme laut werden zu lassen, während bei der Einathmung nur bei forcirterer Inspiration dasselbe möglich wird.

Die Vermehrung der Widerstände bedingt eine stärkere Rückwirkung der physikalisch-elastischen Kräfte des ganzen Luftbehälters auf die von ihm umschlossene Luft, deren bewegende Kraft selbst um so größer wird, je weniger sie auf die Wandung der Luftröhre außerhalb des Thoraxraumes erweiternd einwirken kann. Dieses wird um so weniger stattfinden, je mehr das elastische Rohr durch Strecken einem festen ähnlich wird.

Um einigermaßen die in der Luftröhre selbst gelegenen Widerstandsmomente zu ermitteln und dabei eher unter dem bei dem Menschen geltenden Werth zu bleiben, habe ich an einem 16,5 Centimeter langen Luftröhrenstück eines Kalbes experimentirt, dessen mögliche Verlängerung durch Dehnung 21% betrug. In der Holzröhre, auf welcher sie aufgebunden war, befand sich unmittelbar unter ihrem unteren Ende ein Manometer mit Wasser gefüllt und ebenso ein gleicher unmittelbar über ihrem oberen Ende in der zweiten $2\frac{1}{2}$'' hohen Holzröhre, welche bis auf eine Oeffnung von circa 15 □Millimeter Flächenraum geschlossen war. Dieser Holzcylinder war in einem Stativ eingeklemmt, und konnte in verschiedenen Entfernungen von dem unteren eingestellt und dadurch die ganze Luftröhre verschieden gedehnt werden. War nun die Luftröhre erschlafft, so zeigte bei gleicher Windstärke des Gebläses in demselben Moment der untere Manometer eine Widerstandshöhe von 28 Millimetern, der obere dagegen nur von 24. Wurde die Luftröhre um 21% ihrer ursprünglichen Länge gedehnt, so entsprach der Seitendruck im oberen Manometer einer Wassersäule von 26, in dem unteren einer solchen von 28 Millimetern. Daraus ergiebt sich erstens, daß die in der Luftröhre selbst gelegenen Widerstände nicht unerheblich sind, in Folge dessen der Seitendruck an ihrem unteren Ende um 2—4 Millimeter Wasserdruck größer ist als an ihrem oberen, so daß $\frac{1}{15}$—$\frac{1}{10}$ der Kraft, welche zur Ueberwindung sämmtlicher Hindernisse aufgeboten werden muß, allein von den in der Luftröhre gelegenen Widerstandsmomenten verzehrt wird; zweitens daß durch die Streckung eine der Differenz von 2 Millimetern entsprechende Verminderung der Hemmnisse, also eine Vermehrung des Seitendruckes an dem obersten Punkt der Luftröhre um $\frac{7}{100}$ des Werthes, welcher an derselben Stelle bei erschlaffter Luftröhre auftritt, herbeigeführt wird. Denken wir uns nun bei einer bestimmten Spannung den Druck unter den Stimmbändern = 44,5 Millimeter Wassersäule, so würde bei Vermehrung desselben um

[1]) Das Handwörterbuch Bd. II. S 837.

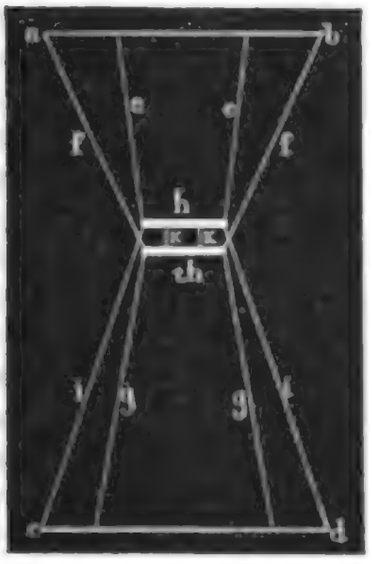
$^{7}/_{100}$ dieſer Druck = 47,6 werden, durch welche 3 Millimeter der urſprüngliche Ton um ſo beträchtlicher hinaufgetrieben werden kann, je ſchwächer das Band anfänglich geſpannt war. Schlagen wir deshalb die Vermehrung der Druckwirkung gegen das Stimmband bei Verlängerung der Luftröhre auch noch ſo gering an, ſo wird dieſe Größe doch keinenfalls ganz zu vernachläſſigen ſein.

2) Bei der Verknüpfung des Zungenbeines, Schlundkopfes und Gaumens mit dem Kehlkopf durch Muskeln kann es nicht anders kommen, als daß Ortsveränderungen an dieſem gelegentlich bei Contraction gewiſſer Muskeln, welche zunächſt jenen Gebilden angehören, auftreten, oder daß bei Ortsveränderungen des Kehlkopfes gelegentlich andere Theile mit in die Bewegung verwickelt werden.

So ſteigt bekanntlich bei dem leeren Schlucken ſowohl, als wenn wirklich Speiſen in das Bereich des Schlundkopfes gebracht werden, der Kehlkopf nicht unbeträchtlich in die Höhe. Umgekehrt beobachtet man auch leicht, ſowohl bei dem lautloſen Athmen als dem Anſtimmen von Tönen, ein Auf- und Abſteigen des Zungenbeines, der Zunge und des Gaumenſegels.

Dies wird begreiflich, wenn man das Verhältniß der beweglichen Theile, Zungenbein und Kehlkopf, zu den relativ fixen Punkten, Schädel und Bruſtbein, zwiſchen welchen jene ſchweben, in Betracht zieht, wie es durch die ſchematiſche Figur 104 verſinnlicht iſt. *ab* ſtelle Schädeltheile vor, an welchen die Muskeln *ee*, *ff* entſpringen; *cd* das Sternum, mit ſeinen Urſprungsſtellen für die Muskeln *ii gg*. *h* Zungenwurzel und Zungenbein, *th* den Schildknorpel; *k* Musc. hyothyreoideus. Zungenbein und Kehlkopf verhalten ſich wie zwei gegeneinander bewegliche Kettenglieder, welche jedoch auch zuſammen, ohne ihre Entfernung von einander zu ändern, den Linien *ab* oder *cd* genähert werden können. Dieſe beiden gemeinſchaftlichen Ortsveränderungen werden immer erfolgen müſſen, wenn nicht gleichzeitig durch Muskelcontraction der eine oder andere Punkt in einer beſtimmten Entfernung von den Linien *ab* oder *cd* gehalten wird.

Fig. 104.



Stellen z. B. *ee* die beiden stylohyoidei vor, ſo muß bei dem Aufwärtsbewegen des Zungenbeins auch der Kehlkopf in die Höhe ſteigen, wenn nicht gleichzeitig *gg*, etwa die M. sternothyreoidei, ſich entſprechend verkürzen. Ebenſo muß aber auch das Zungenbein bei Contraction von *ff* (der M. stylopharyngei oder thyreopalatini) mit dem eigentlich allein bewegten Kehlkopf in die Höhe gehen, wenn ſich nicht *ii* (M. sternohyoidei) gleichzeitig und entſprechend contrahiren. Außerdem kann aber ſowohl *h* von *ab* entfernt werden, als auch gleichzeitig *th* von *cd*, ſo daß beide (*h* und *th*) einander näher rücken, nämlich wenn bloß *k* (M. hyothyreoideus) ſich zuſammenzieht, und alle übrigen Muskeln dem Zuge dieſes Muskels paſſiv folgen und ſich ausdehnen laſſen.

Man ſieht endlich, wie die Hebung beider Kettenglieder durch das Zuſammenwirken von *ee* und *ff*, das Senken beider durch die Zuſammenwirkung von *gg* und *ii* ausgiebiger werden muß, ebenſo wie auch die Wirkung von

Digitized by Google

k unterſtützt werden kann durch die gleichzeitige Contraction von *ii* und *ff*, wenn *ee* und *gg* gleichzeitig erſchlafft ſind.

Es liegt alſo hier zur Hebung und Senkung beider Kettenglieder mit Wahrung ihrer urſprünglichen Entfernung, ſo wie zur gegenſeitigen Näherung beider ein complicirter Mechanismus vor, bei deſſen Wirkſamkeit für jeden einzelnen Fall zu entſcheiden bleibt, ob ſeine Theile durch gleichzeitige Contraction mehrerer oder wenigerer Muskeln verrückt werden, in welch letzterem Falle dann die Ortsbewegung gewiſſer Partien nur paſſiv erfolgte.

Theoretiſch läßt ſich hierüber nur ſo viel entſcheiden, daß gleichzeitig in den beiden Muskelpaaren (z. B. *ee* und *ff*) dann eine Contraction auftritt, wenn die verſchiedenen Aufgaben beider gleichzeitig gelöſt werden ſollen, daß dagegen die Ortsbewegung des einen Gliedes der des anderen nur ganz paſſiv folgt, wenn die des letzteren ausſchließliche oder nächſte Aufgabe iſt. Der dritte Fall endlich iſt der, daß die Contraction eines Muskelpaares nicht ausreicht und das zweite als Succurs zu Hülfe genommen wird, ohne daß das, was durch die Thätigkeit dieſes außerdem noch erreicht wird, beabſichtigt worden.

Wir würdigen den letzten Fall einer genaueren Zergliederung. Im normalen Zuſtande bleibt das Verhältniß des Gewichtes des Kehlkopfes und Zungenbeines mit den zugehörigen Weichtheilen zu der Muskelmaſſe, welche dieſes Gewicht heben, conſtant. Das Gewicht hängt jedoch nicht frei an den Muskeln, welche es emporheben ſollen, ſondern iſt nach abwärts durch die Antagoniſten gehalten, welche wohl eine ſehr geringe Elaſticität beſitzen, d. h. eine ſolche, welche den ſpannenden Kräften ſchwachen Widerſtand entgegenſetzt; allein dieſer Widerſtand iſt eben doch vorhanden und influirt auf das Gewicht, welches gehoben werden ſoll, und zwar um ſo mehr, je mehr die ſpannenden Kräfte wirken. Wenden wir dieſe Geſetze [1]) auf unſeren Fall an, ſo ergiebt ſich, daß die Niederzieher des Kehlkopfes, auch ohne in ihnen angeregte Contraction, den Hebern deſſelben um ſo größeren Widerſtand entgegenſetzen, das zu hebende Gewicht alſo um ſo mehr vergrößern, je höher der Kehlkopf gehoben wird. Tritt dann noch eine Contraction in den Herabziehern ein, ſo wird eine entſprechend größere Kraftentwickelung der Hebemuskeln nothwendig. Dies geſchieht z. B. bei dem Verſuche, hohe Töne mit tiefſtehendem Larynx zu ſingen, wobei man den Conflict beider Antagoniſtengruppen deutlich ſpürt. In allen dieſen Fällen, ſieht man, beſteht der Succurs, welchen ſich die einzelnen Hebemuskeln gegenſeitig leiſten, in einer Vergrößerung des Querſchnittes der wirkſamen Muskelmaſſe, von welchem zunächſt die Größe der Kraftwirkung abhängig iſt.

Eine weitere gegenſeitige Unterſtützung leiſten ſich die Muskeln durch ihre verſchiedene Länge. Denn im Allgemeinen iſt die Hubhöhe proportional der Länge der Muskelfaſern. Unter den Hebemuskeln hat aber der stylohyoideus die größte Länge (73 Millimeter), der geniohyoideus (40) und vordere Bauch des digastricus (37 Millimeter) die geringſte. Die Differenz der extremen Zahlen beträgt alſo 36 Millimeter.

Unterſucht man am Lebenden das Maaß für die Hebung des Kehlkopfes, ſo hat man die fraglichen Größen 1) für die gewöhnliche Athmung und dann 2) für die tönende Exſpiration zu ermitteln. Dazu habe ich folgendes Verfahren eingeſchlagen. Der zu Beobachtende ſteht in einer Fenſterniſche

---

[1]) Weber in dieſem Handwörterbuch III 2. Abth. S. 109 ff.

Digitized by Google

mit dem Rücken angelehnt und mit fixirtem Kopfe. Das Profil des Halses wird aus einer Entfernung von circa 15′ mit einem fixirten Fernrohr beobachtet, in dessen Ocular ein Fadenkreuz und ein Mikrometer befindlich ist. Hinter dem zu beobachtenden Kehlkopfe ist eine durchsichtige Scala, in Millimeter getheilt, aufgestellt, an welcher in jedem Augenblick controlirt werden kann, ob bei der Beobachtung mit dem Fernrohr und bei dem Ablesen der Theilstriche des Mikrometers die Parallaxe vermieden worden ist. Die Bewegung des Kehlkopfbildes um die Distanz einer Mikrometerlinie von der zweiten entsprach einer wahren Bewegung des Objects um 4 Millimeter.

Bei vollkommen ruhiger Athmung läßt sich kaum eine irgend meßbare Bewegung wahrnehmen; bei forcirterer Respiration, mit Vermeidung jedoch jeder Streckung des Nackens, schwankt die Bewegung zwischen 4—6 Millimeter auf und ab.

In Beziehung auf das Herauf- und Hinabgehen des Organes bei dem lauten Singen wurde Folgendes wahrgenommen:

Stimmlage.	Alter u. Geschlecht des Individuums.	Ton.	Größe der Kehlkopfbewegung in Millimetern.	Bemerkungen.
Tenor.	21 J. männl.	0	0	Von a zu $\overline{c}$ war die Aufwärtsbewegung sehr stetig; von $\overline{c}$ zu $\overline{d}$ kam jedesmal, auch wenn nach jedem neuen Ton eine vollkommene Respirationsbewegung gemacht worden war, ein Sprung von 20 Millimetern vor. Somit erheischt also, abgesehen von diesem Sprung, das Intervall je eines Tones der Tonleiter eine Bewegung des Kehlkopfes von 4 Millimetern.
		a	20 Millim. abwärts.	
		$\overline{a}$	20 » über den Nullpunkt aufwärts.	
Bariton.	32 J. männl.	0	0	
		$\overline{g}$	20 Millim. abwärts.	Sprung von $\overline{c}$ zu $\overline{d}$
		$\overline{g}$	20 » über den Nullpunkt aufwärts.	

Wir werden im dritten Abschnitt auf die Fortsetzung dieser Beobachtungsreihe geführt, und benutzen hier diese angeführten Messungen nur zu dem Beweis, daß die Luftröhre beim Lebenden während des Singens nicht bloß gedehnt und erschlafft, sondern zugleich auch im Ganzen auf- und abgeschoben werden muß, denn eine jener Verschiebung des obersten Luftröhrenpunktes

Digitized by Google

entsprechende Dehnung dürfte, an der Leiche nicht herbeizuführen, gewiß auch nicht bei dem Lebenden vorauszusetzen sein.

Ich habe bei verschiedenen Leichen beiderlei Geschlechtes die procentische Verlängerung der Luftröhre bemessen, welche durch stärksten Zug an ihr hervorgerufen werden kann, und als Minimum bei Erwachsenen 17%, als Maximum 41%, im Mittel bei Männern 32,6%, bei Weibern 28% als äußerste Größe der möglichen Verlängerung gefunden; im Mittel aus allen Beobachtungen 29%. Setzen wir die Länge der Luftröhre im erschlafften Zustande bei jenen Männern, deren Kehlkopfbewegungen beobachtet wurden, = 90 Millimeter, so würde eine Verlängerung um 40 Millimeter der einer Dehnung um 44,4% entsprechen, was selbst in den extremen Fällen bei der Leiche nicht gefunden wurde, bei welcher noch außerdem vorausgesetzt werden muß, daß eine viel stärkere Zerrung angewendet worden ist, als je im Leben stattfinden wird. Im höchsten Fall kann angenommen werden, daß eine Verlängerung um 26 Millimeter eingetreten ist und der Rest der Aufwärtsbewegung, im Umfang von 14 Millimetern, durch ein Verschieben der ganzen Luftröhre sammt dem Kehlkopf zu Stande gebracht wurde.

Gehen wir nun zu den Fällen über, in welchen die Bewegung des einen Theiles der Bewegung des anderen nicht bloß passiv folgen soll, sondern in welchen die Bewegungen der beiden Theile, je für sich, einen bestimmten Zweck haben. Wir können bekanntlich die Klangart unserer Stimme bei Gesang und Sprache durch die Opposition gewisser Mundtheile variiren, die Töne entweder mit dem gewöhnlichen, reinen Klang oder mit dem Gaumen- oder endlich dem Nasenklang[1]) anstimmen; es geschieht dies, wie später noch ausführlicher besprochen werden wird, dadurch, daß wir im einen Fall den Eingang von der Kehle in die Nase verkleinern, indem wir das Gaumensegel mehr als gewöhnlich in die Höhe ziehen und zugleich den Zungenrücken gegen den Gaumen emporwölben, im anderen dagegen durch Herabziehen des Gaumensegels und Entfernen desselben von der hinteren Rachenwand, was einen größeren Luftstrom bei der hier ebenfalls aufwärts gerichteten Zunge der Nasenöffnung zuführt. Hier hat also die Contraction der Zungenbein- und Gaumenmuskeln einen ganz bestimmten Zweck neben dem, den Kehlkopf zu heben.

Die oben aufgezählten hebenden und herabziehenden Muskeln haben noch eine weitere wichtige Function, nämlich Fixatoren bald für diesen bald für jenen beweglichen Theil abzugeben, gegen welchen die übrigen sofort bewegt werden können. Dabei ergeben sich folgende Modificationen: 1) das Zungenbein ist durch seine Hebemuskeln fixirt; dann hebt die Contraction der hyothyreoidei den Kehlkopf gegen diesen fixen Punkt empor; 2) der Kehlkopf ist durch seine Niederzieher, sterno thyreoidei, in seiner tiefsten Stellung fixirt; dann zieht der hyothyreoideus das Zungenbein gegen diesen fixen Punkt herab, und die Heber des Zungenbeines entfernen dasselbe nach oben von ihm. 3) Das Zungenbein ist durch seine Niederzieher, sterno- und omohyoidei, fixirt; dann vermag der M. hyothyreoideus den Kehlkopf und zwar seine Cartilago thyreoidea gegen den unteren Rand des Zungenbeines anzupressen und so diese beiden Theile vereinigt zu einem fixen Punkt zu machen, gegen welchen ein weiterer bewegt werden kann.

Diese Fixirung je dieses oder jenes Theiles des Stimmkastens hat die

---

[1]) Liscovius, a. a. S. 62.

Digitized by Google

wichtigste Bedeutung für die Spannung und Abspannung der Stimmbänder und wird deshalb in dieser Beziehung weiter unten nochmals zur Sprache kommen.

B. Die Stimmkastentheile.

Wir gehen nun zu der Beweglichkeit der einzelnen Stücke des Stimmkastens gegeneinander und zu der Bestimmung der Grenzen dieser Beweglichkeit über. Diese Stücke sind bekanntlich die Cartilago thyreoidea, cricoidea, arytaenoidea.

Die Cartilago cricoidea ist das unterste Kettenglied dieser Reihe beweglicher Stücke und stellt einen hinten mit breiter senkrecht aufsteigender Platte versehenen Ring dar.

Zwischen der Cartilago cricoidea und der vorderen Partie des unteren Randes der Cartilago thyreoidea befindet sich ein nicht unbeträchtlicher, durch ein starkes elastisches Band ausgefüllter Zwischenraum. Unweit der Mittellinie der Vorderfläche dieses Ringknorpels entspringt der M. cricothyreoideus jeder Seite, welcher sich von da aus gegen den Schildknorpel hin in Form eines Dreiecks ausbreitet, so daß ein beträchtlicher Theil der Länge seiner Fasern noch in das Bereich des hier niedrigen Ringknorpels fällt, weil eben der Verlauf der Fasern die Vertikalen der Knorpelfläche unter sehr wenig spitzen Winkeln schneidet. Ein Theil, nämlich die innere Partie des Muskels, geht noch über die elastische Zwischenmasse weg, während der Rest des Muskels sich auf der Innenfläche der Cart. thyreoidea inserirt.

Nach hinten muß sich der Ringknorpel bedeutend erheben, um einerseits den von dem Schildknorpel offengelassenen Winkel zu schließen, andererseits eine beträchtliche Fläche für den Ansatz der M. cricoarytaenoidei postici zu gewinnen, welche mit einer großen Anzahl von Fasern den M. cricothyreoideis und dem Ligam cricothyreoideum Widerpart zu halten haben.

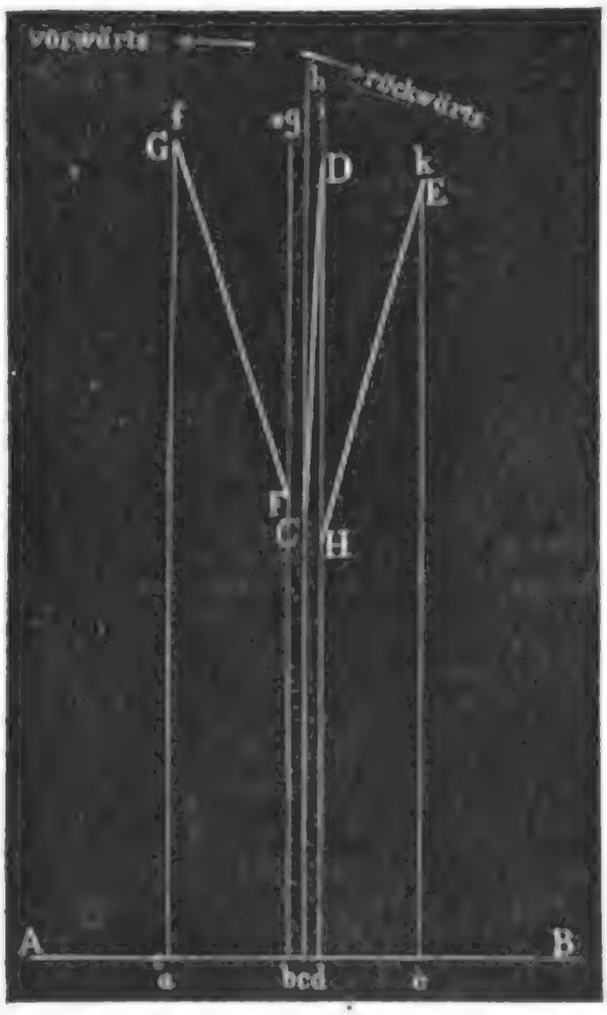
Jederseits findet sich an der Außenfläche der Cartilago cricoidea eine seichte Gelenkvertiefung, in welche die innere Fläche der stumpf-conischen unteren Hörner des Schildknorpels paßt. Die Gelenkgrube ist so flach, daß dieses Horn nur durch ein festes Kapselband an sie angedrückt gehalten werden kann. Dadurch, und weil der Ringknorpel zwischen die beiden Platten des Schildknorpels nach hinten durch seine Verbreiterung eingekeilt ist, kann eine Bewegung des Schildknorpels nur in der vertikalen Ebene, durch welche der Kehlkopf von vorn nach hinten in zwei Hälften getheilt wird, vor sich gehen.

Die Art und Weise, wie diese Bewegung von statten geht, scheint einfacher als sie wirklich ist, indem man nämlich auf den ersten Anblick glaubt, sie finde um eine durch die beiden unteren Hörner gehende feststehende Achse statt. Dem ist jedoch keineswegs so. Ich habe, um diese Verhältnisse möglichst scharf festzustellen, Messungen an verschiedenen Kehlköpfen gemacht und theile hier ausführlicher diejenigen mit, welche an dem eines 28jährigen Mannes angestellt wurden. In einem Stativ wurde die mit einem Holzcylinder ausgefüllte Cartilago cricoidea unbeweglich fixirt, und über einer horizontal gestellten Ebene aufgerichtet. Durch die Mitte beider Cornua majora ward sodann ein Draht gestoßen, in das unterste Ende des einen kleinen Hornes eine feine Nadel. Mittelst der weiter unten (S. 568 cf. Figur 113) genauer beschriebenen Methode ermittelte ich an jenem Draht denjenigen Punkt, welcher mit der Einstichstelle der Nadel am kleinen Horn in

Digitized by

derselben Vertikalebene befindlich war. Dieser Punkt wurde markirt, jener andere Punkt, an welchem die Nadel im kleinen Horn stak, war die zweite Marke für die Messung. Beide bewegen sich bei dem Herab- und Hinaufschieben der Cart. thyreoidea in ein und derselben Vertikalebene. Zuerst wurde die Entfernung des oberen Punktes innerhalb der senkrechten Linie *i d* (Fig. 105) von der Horizontalen *A B* bestimmt. Sie war, wenn alle Theile sich in ihrer natürlichen Lage befanden, = 7,15 Centimeter. Der Punkt lag in *D*. Der Abstand des unteren Punktes *C* innerhalb der Vertikalen *h c* war von *A B* 3,8 Centimeter. Die Entfernung von *c* zu *d* = 0,1 Centimeter. Jetzt wurde der Schildknorpel so weit als möglich nach vorn herabgezogen. Der obere Punkt rückte dabei in die Vertikale *f a* nach *G*, woselbst seine Entfernung von *A B* 7,32 Centimeter betrug; die Entfernung von *D* zu *G* war = 1,35 Centimeter. Hiebei war der untere Punkt aus der Vertikalen *c h* in die *g b* vorgerückt, und sein Abstand (*F b*) innerhalb derselben war 4,15, während der Abstand von *a* und *b* = 1,0 Centimeter maß. Bei der stärksten Rückwärts- und Aufwärtsbewegung des Schildknorpels ging der obere Punkt aus der Vertikalen *f a* in die Vertikale *k e* über. Beide Vertikalen, also auch *a* und *e*, hatten einen Abstand von 2,21 Centimeter von einander. Der untere Punkt ging von *F* nach *H*. Der Abstand *H d* war = 3,72 Centimeter. Als Controle für die Messung konnte dienen, daß nach vollzogener Construction die Linien *G F*, *D C* und *E H* genau gleich lang befunden wurden, obwohl immer nur ein Paralleltrapez (z. B. *d H E e*) für sich gemessen, und nur mit Hülfe der Maaße dreier Seiten und zweier Winkel, nämlich der beiden rechten, construirt werden konnte.

Fig. 105.



Hieraus ergiebt sich, daß die in Rede stehende Bewegung weder um eine feststehende, noch eine durch Kehlkopftheile hindurchgehende Achse geschieht, sondern daß alle Punkte z. B. des hinteren Schildknorpelrandes in weiter nach vorn oder nach hinten gelegene Vertikalebenen fortrücken, welche sämmtlich diejenige rechtwinklig schneiden, in welcher die Querachse des Kehlkopfes gelegen ist. Dieses Fortrücken geschieht aber nicht parallel der ursprünglichen Lage dieser Punkte, sondern mit einer gleichzeitig rascheren Bewegung des oberen Punktes; diese selbst ist nach vorwärts circa 1½ mal ausgiebiger als nach rückwärts.

Die Nothwendigkeit einer Vor- und Rückwärts-Bewegung verlangt, daß der Schildknorpel nicht ebenso wie der Ringknorpel nach hinten geschlossen sei. Die Hörner erscheinen als nothwendige Gelenkfortsätze, der vor-

ſpringende Winkel, als Pomum Adami, vergrößert den Durchmeſſer des Kehlkopfs von vorn nach hinten, um den Stimmbändern ihre gehörige Länge zu geſtatten. Denn eine Verrückung des hinteren Endpunktes derſelben nach hinten würde einerſeits den Raum des Ringknorpels ungewöhnlich vergrößern, andererſeits den des Schlundkopfes unpaſſend verengen. Die umfängliche Außenfläche der Schildknorpelplatten endlich bietet einen hinreichenden Platz für die Anſätze der ſtark entwickelten Muskelpartie an dieſer Stelle.

Die beweglichſten Theile ſind die Cartilagines arytaenoideae. Sie ſtellen circa 16 Millimeter hohe dreiſeitige Prismen dar, deren charakteriſtiſche Form beſonders an einem horizontalen Durchſchnitt dicht über der Gelenkfläche hervortritt. Hiebei kommt ein ziemlich regelmäßiges gleichſchenkliges, ſtumpfwinkliges Dreieck zum Vorſchein, deſſen Grundlinie nur etwas irregulär doppelt geſchweift iſt, während die beiden Schenkel faſt ganz gerade Linien bilden, und faſt genau gleiche Längen haben (= 7,8 : 8) Höher aufwärts wird die Geſtalt der Knorpel unregelmäßiger; ihre genauere Beſchreibung, ohnedies als bekannt vorauszuſetzen, iſt für phyſiologiſche Betrachtungen weniger nothwendig: nur ſei erwähnt, daß ihre über das Niveau der Stimmbänder hinausragende Höhe zunächſt dem Spiel des Arytaenoideus transversus und obliquus zu Liebe hergeſtellt iſt. Das gegenſeitige Lagerungsverhältniß der beiden dreieckigen Grundflächen der Gießbeckenknorpel iſt wechſelnd, jedoch liegen die beiden etwas kürzeren Schenkel bei jeder Stellung einander am nächſten, indem ſie ſich entweder mit ihrer ganzen Länge oder ihrem vorderen, oder ihrem hinteren Endpunkte allein berühren. Immer alſo liegt die Grundlinie am weiteſten nach außen oder vorn, der ſtumpfe Winkel nach hinten oder innen. Indem ſich die vorderen oder äußeren Stücke der beiden Seiten des äußeren ſpitzen Winkels der Grundfläche ſehr ſteil, faſt ſenkrecht nach abwärts und divergirend flächenhaft herabbegeben, der Flächenwinkel ſelbſt aber mit einer unten und innen ausgehöhlten Maſſe erfüllt und nach außen abgerundet wird, entſteht der hakenförmig nach abwärts gekrümmte Gelenkkörper und ſeine innere und untere Gelenkfläche. Die Abwärtskrümmung der Seiten des Gelenkkörpers iſt jedoch nicht gleich ſtark, ſanfter nämlich auf der vorderen, ſteiler auf der hinteren Seite.

„Dieſe Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea und ihr Verhältniß zu der der Cartilago cricoidea iſt es, welche weiter unſere Aufmerkſamkeit auf ſich zieht; denn hiervon hängt der ganze Umfang der Beweglichkeit ab, welche für die Zwecke der Stimmbildung nothwendig iſt.

Da die Flächen dieſes Cricoarytänoital-Gelenkes etwas complicirt, zugleich nicht ganz genau bei dem einen Individuum wie bei dem anderen ſind (bei weiblichen Leichen findet man gewöhnlich die Gelenkfläche des Gießbeckenknorpels flacher als bei männlichen), ferner weil es wünſchenswerth war, Durchſchnitte nach verſchiedenen Richtungen an ein und demſelben Gelenk anzuſtellen, dieſes aber an Einem natürlichen Object nicht möglich iſt, ſo habe ich folgenden auch für viele andere Fälle ſehr brauchbaren Ausweg gefunden, durch welchen es möglich iſt, über alle mechaniſchen Verhältniſſe der Gelenkflächen Aufſchluß zu gewinnen. Ich verſchaffe mir nämlich Abdrücke der Gelenkflächen in Gutta-Percha, welche in heißem Waſſer weich gemacht auf das natürliche Object aufgedrückt und in kaltes Waſſer gebracht wird. In drei bis vier Minuten iſt die Maſſe vollkommen erſtarrt; das in der Natur Convexe iſt natürlich im Abdruck concav und umgekehrt. Nun kann man mittelſt eines ſcharfen Meſſers Durchſchnitte in beliebigen Richtungen machen, und ſich entweder an den Gutta-Percha-Abdrücken ſelbſt

Digitized by Google

über die Natur der Berührungsflächen unterrichten, oder an den davon abgeklatschten Bildern, welche auf Holz übertragen hier folgen, und dadurch hergestellt wurden, daß glattes auf einer Metallfläche strammgespanntes Papier über der Flamme einer stark rußenden Kerze geschwärzt, das Gutta-Perchastück sodann mit einer unwesentlichen Kante der Durchschnittsfläche aufgesetzt und diese letztere selbst vorsichtig gegen die angerußte Fläche gedrückt wurde. Bei dem Abheben des Gutta-Percha-Abdruckes verfährt man wieder so, daß man die Durchschnittsfläche auf einer unwesentlichen fest aufgesetzten Kante zurückbiegt und so von der Fläche entfernt, von welcher nun an der Stelle, an welcher der Durchschnitt aufgesetzt worden war, der Ruß hinweggenommen ist, und zwar unter Herstellung so scharfer Umrisse, daß sie zu den feinsten Messungen brauchbar sind. Um derartige Bilder zu fixiren, ist der einfachste in der Technik schon bekannte Weg: die Rückseite des Papieres mit sehr dünnem Terpentinfirniß anzustreichen, welcher, indem er durch das Papier schlägt, auf der Vorderseite die Rußtheilchen festhält und, so das ganze Bild fixirt.

a) Gelenkwulst der Cartilago cricoidea.

Wenn man von dem Punkte, von welchem aus der obere Rand des Ringknorpels plötzlich stark geneigt nach vorn zu abfällt, eine horizontale Linie nach hinten gleichsam als Reif um den Ringknorpel legt, so trifft der untere Endpunkt der Gelenkfläche diese Linie nicht ganz am Ende des ersten Drittels der Entfernung des Gipfels der Ringknorpelabdachung und der Mittellinie seiner hinteren Platte. Fällt man von dem oberen Endpunkte der Gelenkfläche einen Perpendikel auf die Reiflinie, so bekommt man ein rechtwinkliges Dreieck, in dem man die Linie der Gelenkfläche als Hypotenuse betrachten, und deren Neigung berechnen kann. Das Verhältniß der kürzeren zur längeren Kathete war $\frac{6,8}{8,1}$, demnach betrug die Neigung der Gelenkfläche in diesem Fall: 49° 20′.

Die Hypotenuse stellt keine gerade Linie dar, sondern erfährt 2 Millimeter von ihrem unteren Ende entfernt eine Einbiegung, deren Tiefe circa 0,8 Millimeter beträgt (cf. Fig. 106 *d* senkrechter Längsdurchschnitt des Ab-

Fig. 106.

Fig. 107.

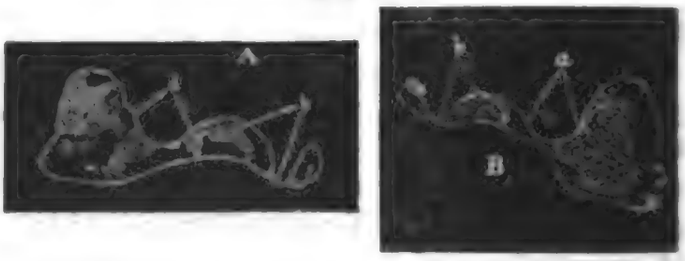


Fig. 108.

Fig. 109.

Fig. 110.

Digitized by Google

druckes). Die Gelenkfläche ist mäßig gewölbt und gehört einem Kegel an, dessen Basis nach abwärts, dessen Spitze nach aufwärts gekehrt wäre; denn es verhält sich der Querdurchmesser unten zu dem Querdurchmesser des Gelenkwulstes oben wie 5:4 (cf. Fig. 107 *Ab* und *Bb*). Es hat also der ganze Gelenkwulst die Gestalt eines unten etwas vertieften und breiteren, oben gewölbteren und schmäleren Sattels.

Fig. 111.

b) Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea.

Diese Gelenkfläche ist in mehrfacher Beziehung unregelmäßig. Betrachtet man einzelne Querdurchschnitte (derselben Gelenkfläche), so haben die zur Fläche gehörigen Bogenlinien um so größere Sehnen, je mehr man sich der unteren Begrenzungslinie nähert, wie aus der Reihenfolge der Figuren hervorgeht:

I. Fig. 107 *Ab* und Fig. 108 *Ba* ist	1,2	Millim.	vom unteren Rand entfernt.
II. Fig. 108 *Aa*	1,3	»	
III. Fig. 109 *Aa*	1,5	»	
IV. Fig. 107 *Bb*	2,0	»	vom oberen Rand der Gelenkfläche entfernt.
V. Fig. 108 *Ba*	1,5	»	
VI. Fig. 109 *Bb*	1,0	»	

Hierbei ist die Sehne am II. Querschnitt kaum um ein Meßbares kürzer als bei dem ersten; bei dem V. um 0,7 Millimeter kürzer als bei dem IV.; bei dem VI. um 1 Millimeter kürzer als bei dem V. Es wird also die Gelenkfläche von unten nach oben schmäler.

Um sich ein Bild von der Oberfläche des Gelenkes in der Richtung von unten nach oben zu machen, legt man durch den Abdruck senkrechte Längsschnitte in verschiedenen Entfernungen von dem einen oder anderen Rand. Hiebei sieht man, daß die ganze Fläche kürzer gegen den inneren, länger gegen den äußeren Rand hin wird. Denn in Fig. 110 *Aa* ist der Schnitt 2,0 Millimeter vom inneren, in *Ba* 2,0 Millimeter vom äußeren Rand der Gelenkfläche geführt. Die Differenz der Länge beträgt hier 2,5 Millimeter. Auch wird hiebei eine sanfte Wölbung gegen das untere Ende hin bemerkbar, so daß also die ganze Gelenkfläche eine, nach abwärts mit einer kleinen Erhabenheit versehene, sonst ausgehöhlte, nach oben sich verschmälernde und daselbst schief von innen nach außen abgeschnittene Platte darstellt.

Untersucht man nun das Verhältniß der beiden Gelenkflächen zu einander, so sieht man auf den ersten Blick, daß die Flächen nur in Einem Sinne drehrund sind, und daß die Drehungsachse hiebei von unten nach oben geht. Cf. Fig. 107 *A* und *B*. In dieser Figur ist nämlich das Kapselband des Gelenkes auf der äußeren Seite durchschnitten, und die Gelenkfläche des Gießbeckenknorpels wie der Deckel eines Buches zurückgeschlagen. Es wurde bei dem Gutta-Percha-Abdruck Sorge getragen, daß die Gelenkflächen genau so neben einander liegen blieben, wie sie bei dem tiefsten Stand des Gießbeckenknorpels auf einander zu liegen kommen.

Vergleicht man die Figuren der verschiedenen Querschnitte unter einander, so zeigt sich, daß die Gelenklinien in vielen Fällen mit vollkommener Schärfe sich decken; in anderen ist dies dagegen nicht der Fall und zwar um so weniger, je höher nach oben.

Eine Drehung der Gelenke um deren Querachse ist nicht möglich, wie man am besten aus den senkrechten Längsdurchschnitten (Fig. 106 und 110) sieht.

Digitized by Google

Die Begrenzungslinien sind hier gerade, nur an ihrem unteren Ende mit sehr geringen Ausbuchtungen versehen. Zieht man in Fig. 106 und Fig. 110 die zu den Bogenlinien gehörigen Sehnen, so findet man an der Cartilago arytaenoidea den Bogen näher dem äußeren Rand höher, als näher dem inneren; dabei entspricht der Bogen der Fig. 110 *B* (des näher dem äußeren Rand geführten Längsschnittes) genau dem Bogen der Mittellinie des Längsschnittes an dem Gelenkwulst der Cartilago cricoidea (Fig. 106 *d*).

Aus alledem geht hervor, daß die Gelenkflächen, soweit sie knorplig sind, nicht in allen Fällen, sondern in den wenigeren sich gleichzeitig mit vielen Punkten berühren, wodurch somit die Unterstützung für die Cart. arytaenoidea von Seiten der Cart. cricoidea meist sehr labil ist. Diese geringe Festigkeit des Gelenkes ist einerseits durch den Bandapparat compensirt, andererseits für gewisse physikalische Zwecke nothwendig. Dies kann erst später entwickelt werden.

Da die Berührung der beiden Gelenke häufig nur eine lineare, manchmal nur eine punktförmige ist und nur bei dem tiefsten Stand der Cart. arytaenoidea etwas größere Flächen sich berühren, so kann der ganze Umfang der Beweglichkeit dieses Gelenkes auch nicht aus den Formen der Gelenkflächen abgeleitet werden, wie dies bei so vielen anderen sonst auch sehr freien Gelenken möglich ist, sondern muß aus der Anordnung der Weichtheile in der Umgebung des Gelenkes, also aus der Form und Wirkung der Bänder und Muskeln erklärt werden.

Ich schicke zuerst die an den Leichen gemachten Messungen des Bewegungsumfanges nach verschiedenen Richtungen voraus und untersuche dann, wovon die Umgrenzung dieses Bewegungsgebietes abhängig ist.

Vor Allem ist nothwendig zu wissen, in welchen Richtungen überhaupt eine Bewegung möglich ist. Wir betrachten die vordere Spitze der Grundfläche an der Cartilago arytaenoidea, also in obiger Figur (Fig. 111) *a*, als den äußersten Punkt des Hebelarmes, welcher bei der Beobachtung den größten Ausschlag giebt. Dieser Punkt kann auf- und abwärts, vor- und rückwärts, aus- und einwärts bewegt werden. Solcher Bewegungen können sich einzelne innerhalb eines bestimmten Spielraumes combiniren, und für gewöhnlich scheint dieselbe Art der Bewegung stets gleichzeitig an beiden Gießkannenknorpeln eingeleitet zu werden.

Es wurde in der jedesmaligen Drehungsebene eine circa 4″ lange in eine feine Spitze auslaufende Nadel durch den Knorpel gesteckt. Die Nadel spielte als Index über einem Quadranten, der in einer der Drehungsebene parallelen und jener sehr nahe gelegenen Ebene fixirt war. Ebenso war die Cartilago cricoidea, in deren untere Oeffnung ein Kork eingeführt wurde, unbeweglich in einem Stativ befestigt.

1) Es ist eine Verschiebung der Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea auf der der Cart. cricoidea in der Richtung von auf- nach abwärts und umgekehrt möglich und zwar gleich ergiebig, mögen die Muskeln und sonstigen Weichtheile um das Gelenk herum erhalten oder dessen Kapselband vollkommen frei gelegt sein. Diese Bewegung beträgt in gerader Linie 3 Millimeter.

2) Bei der Aus- und Einwärtsbewegung geht die Nadel durch die Mitte der hinteren Knorpelfläche in die vordere Spitze.

Digitized by Google

	A Bei tiefstem,	B bei höchstem,	C bei mittlerem Stand
	der Cartilago arytaenoidea.		
Beide Gelenkflächen berühren sich in der Mitte ihrer Breite.	0°	0°	0°
Umfang der Bewegung von da ab nach außen:			
1) Wenn an den Stimmbändern gezogen wird.	20°	20—25°	15—20°
2) Wenn der Gießbeckenknorpel möglichst herabgedrückt wird.	30°		
Umfang der Bewegung von da ab nach innen.			
1) Wenn an den Stimmbändern gezogen wird.	22°	30°	26°
2) Wenn der Gießbeckenknorpel möglichst herabgedrückt wird.	16°		

3) Der Inder steht senkrecht auf der Grundfläche der Cart. arytaenoidea, und seine untere Spitze trifft den Punkt *c* in der Fig. 111. Die Bewegung der Spitze *a* geht auf- und abwärts, und zwar in folgenden Grenzen:

	A Bei tiefstem,	B bei mittlerem,	C bei höchstem Stand der Cart. aryt.
Beide Gelenkflächen berühren sich in der Mitte ihrer Breite.	0°	0°	0°
Umfang der Bewegung von da ab nach vorwärts	0°	38°	30°
nach rückwärts	0°	12°	20°

Unsere nächste Aufgabe ist, die Natur des Kapselbandes und ihren Einfluß auf die Bewegung kennen zu lernen.

C. Das Kapselband des Ring-Gießkannenknorpel-Gelenkes.

Beide Gelenkflächen werden durch eine rings um sie herumgehende nicht an allen Stellen gleich starke aber allseitig geschlossene Kapselmembran an einander gefügt erhalten. Dieses trichterförmige Kapselband läßt sich rings um den Gelenkwulst der Cartilago cricoidea, weder mit dem Gewebe des Stimmbandes, noch mit Muskel- oder deren Sehnen-Gewebe in einem directen Zusammenhang stehend, vollkommen frei legen, wobei man sieht, daß es unmittelbar unter der unteren Grenze der Cartilago cricoidea entspringt und sich an den äußeren Rand der Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea

Digitized by Google

festsetzt; am hintersten Punkte steigt es jedoch stark sehnig ziemlich hoch an der hinteren Pyramidenkante der Cartilago arytaenoidea empor, und bildet daselbst, im Gegensatze zu ihrer sonst mehr membranartigen Beschaffenheit, einen solideren Strang. Deshalb ist das Kapselband an dieser Stelle auch am stärksten, so zwar, daß hier ein Gewicht von 3¼ Pfd. nothwendig war, es von seiner Insertion ab-, aber noch nicht es in der Mitte entzwei zu reißen. In einem Fall (bei einer weiblichen Leiche) riß ein Gewicht von 3 Pfd. 12 Lth. den Gießkannenknorpel in der Mitte von einander, ohne diese Partie des Kapselbandes im Geringsten zu verletzen. Der geringste unvorsichtige Zug nach hinten reicht bei der Bloßlegung der vorderen Partie des Kapselbandes aus, diese zu zerreißen; sie ist von außerordentlicher Feinheit und zeigt dem bloßen Auge keine Spur der an den anderen Stellen so kenntlichen Sehnenbündel. Dieser ganze nach vorn, innen und unten gelegene Theil des Kapselbandes zeigt bei mikroskopischer Untersuchung eine große Menge elastischer Fasern und eingestreuten Bindegewebes. Den Nutzen dieser elastischen Fasern werden wir später kennen lernen; die Schwäche und Zerreißbarkeit dieser Partie des Kapselbandes wird dadurch compensirt, daß das Kapselband den Zug nach aus-, rück- und aufwärts gar nicht zu beschränken braucht, indem dieses durch die dabei eintretende Spannung der Stimmbänder ohnedies hinlänglich geschieht.

Von jener starken hinteren Bandkante aus zähle ich (bei einer weiblichen Leiche) vier detachirte stark glänzende Sehnenstreifen nach außen; nach innen deren nur drei. Jene vier nach außen gelagerten Sehnenbündel stellen zusammen eine bestimmt markirte Abtheilung des Kapselbandes dar, welche ich ihrer Form wegen Portio triangularis s. posterior nenne. Ihre sämmtlichen Sehnenbündel entspringen von dem Gipfelpunkt des Gelenkwulstes der Cartilago cricoidea, und jeder breitet sich fächerförmig nach oben aus, um sich an dem äußeren Rand der Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea zu befestigen. Die zweite mit der ersten zusammen jene Kante darstellende und in das Cavum des Larynx hereinsehende Fläche hat weniger Sehnenbündel, welche zugleich auch untereinander weniger divergiren; ich nenne sie deshalb Portio rectangularis s. interna. Es geschieht nämlich der obere Ansatz ihrer Fasern in einer kleineren Linie an der Cartilago arytaenoidea, als dies bei der Portio posterior der Fall ist; der untere Absatz bildet ebenfalls eine und zwar fast ebenso große Linie an der inneren Seite des Gipfels der Gelenkfläche der Cartilago cricoidea.

Der Flächenwinkel, welchen diese beiden Portionen mit einander bilden, wird hauptsächlich nach innen und unten von einer großen Menge Fettzellen ausgefüllt, indem hier die Synovialhaut eine plica adiposa bildet, welche zwischen die nach oben nicht mehr genau auf einander passenden Gelenkflächen hineingeschoben ist. Außerdem finden sich zerstreute Fettzellen in verschiedener Anzahl zwischen den fibrösen Fasern dieser Bandmasse bis nahe gegen deren hintersten Rand hin. Je weiter nach vorn gegen die dünne Stelle der Gelenkkapsel, um so häufiger werden die elastischen Fasern; je weiter nach hinten gegen die Kante, um so mehr bloß fibröse und viele Kernfasern, mehr vereinzelt dagegen elastische.

Das ganze Kapselband zeigt, auch im möglichst frischen Zustand untersucht, eine ziemliche Lockerheit, indem nämlich dieser Sack nicht unbeträchtlich größer ist als der Umfang der davon umschlossenen Gelenktheile. Man kann deshalb, auch wenn die Kapsel ganz unverletzt ist, ohne große Mühe beide Gelenkflächen etwas von einander entfernen, und nach einem Einstich in die

Digitized by Google

Membran von dieser Stelle aus Luft rings um die Gelenkfläche einblasen. Ob bei dem Lebenden die elastischen Fasern des Kapselbandes eine größere Verkürzung haben, um die Flächen immer gegeneinander gepreßt zu erhalten, muß dahin gestellt bleiben; nach dem Tode ist dies wenigstens nicht der Fall. Auch finden wir bei anderen Gelenken, z. B. dem Hüft- und Kniegelenk, den eigentlichen festen Zusammenhalt der Theile nicht sowohl durch das Kapselband als vielmehr durch den Luftdruck oder Hülfsbände (lateralia und cruciata beim Kniegelenk) hergestellt. Je mehr Drehpunkte an einem Gelenk gleichzeitig vorhanden sind, um so larer muß offenbar die Gelenkkapsel sein. Der Raum in ihr, welcher nicht von dem eigentlichen Gelenkkörper ausgefüllt ist, muß offenbar mit etwas Anderem erfüllt sein, nämlich mit der Synovia, deren Menge bei dem Gießbeckengelenk verhältnißmäßig größer als bei einem anderen Gelenk sein wird, dessen Kapselraum noch mit Hülfsbändern oder relativ größeren Gelenkmassen mehr ausgefüllt ist. Ob nun aber beide Gelenkflächen gegen einander durch Muskelkraft oder den Luftdruck gepreßt werden, läßt sich von vornherein nicht entscheiden. Da weder Zug noch Schwere die Berührung beider Gelenkflächen (etwa wie bei dem Hüftgelenk) bedroht, im Gegentheil schon die bloße Elasticität, oder der Tonus, der Muskeln dahin wirkt, daß beide Flächen zum mindesten mit einzelnen Punkten ihrer Fläche in Berührung bleiben, so könnte hier die nöthige und bleibende Annäherung beider auch ohne Mithülfe des Luftdruckes ermöglicht sein. Um jedoch auch hierüber experimentelle Erfahrungen zu sammeln, wurde in die Cartilago cricoidea ein Kork und von vorn nach hinten durch den Ringknorpel und ihn eine starke Nadel gesteckt, mittelst welcher der Kehlkopf nach Entfernung der oberen Partie des Schildknorpels und des Kehldeckels in verkehrter Stellung vor einer Scala befestigt wurde, während ein kleines Gewicht an einem durch die Spitze des Gießkannenknorpels gezogenen Faden hing, ein zweiter ebenfalls an dem Gewicht befestigter Faden aber in horizontaler Richtung vor der Scala vorbeigezogen als Index figurirte. Nachdem der ursprüngliche Stand des Fadens notirt war, wurde in die Kapselmembran ein ganz feiner Einstich gemacht und beobachtet, ob sich der Stand des Fadens verändert hatte. Es war gleichgültig, ob ich etwas schwerere oder leichtere Gewichte anhing: ich konnte niemals in Folge des Einstiches eine Entfernung der beiden Gelenkflächen von einander wahrnehmen.

Die Kapselmembran muß vermöge ihrer Weite der Bewegung des Gießbeckenknorpelgelenkes einen gewissen Spielraum lassen, dessen Grenze selbst wieder durch den Bau der Kapsel bestimmt ist. Wenn nun also die Kapselmembran zur Arretirung der Bewegung in bestimmten Momenten dient, so fragt sich weiter, in welcher Reihenfolge und unter welchen Umständen die einzelnen Theile dieser Kapselmembran in Wirksamkeit treten.

Vorausgesetzt, es werde durch bald zu erwähnende Muskelkräfte die Cartilago arytaenoidea mit ihrer vorderen Spitze (Fig. 111 *a*), an welcher sich das hintere Ende des Stimmbandes befestigt, gerade d. h. in der Ebene des gerade von vorn nach hinten verlaufenden Stimmbandes, nach abwärts gezogen, so setzt dieser Abwärtsbewegung die Bandmasse an dem Flächenwinkel der Portio posterior und interna eine Grenze, so daß die Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea hinten nicht aufklippen, sich also von der der Cartilago cricoidea nicht entfernen kann. Ohne daß sich die Spannung dieser Portion des Bandes verändert und nachläßt, ist von diesem Punkte aus eine doppelte Bewegung möglich: eine, bei welcher das hintere und oberste Ende der Cartilago arytaenoidea fixirt bleibt, wobei dann der Drehpunkt an dieser Stelle

Digitized by Google

liegt, und eine zweite, bei welcher beide Endpunkte dieser Kapselpartie fixirt bleiben. Im letzteren Falle geschieht also die Bewegung um eine Linie, welche dem hinteren Rande der Gießkannen-Pyramide parallel läuft, und bei welcher die beiden Gießkannenknorpel wie die Flügel einer Thür gegeneinander bewegt werden.

Diese letztere Bewegung ist um so weniger ausgiebig, je mehr jene Portion des Kapselbandes gespannt ist, um so ausgiebiger, je weniger dies der Fall ist. Hieran kann aber die An- und Abspannung dieser Fasermasse selbst nicht schuld sein; denn diese bildet ja die Drehungsachse, welche als solche die Bewegung nicht hemmen kann. Die Ursache liegt vielmehr in der gleichzeitigen geringeren oder größeren Spannung der untersten Bündel der Portio triangularis. Ist nämlich die vordere innere Spitze der Cartilago arytaenoidea möglichst herabgezogen (Ursache jener Spannung in der Kantenportion des Kapselbandes), so ist damit auch die eben erwähnte Portion des hinteren dreieckigen Bandes herabgezogen und zwar so, daß sie um die hintere äußere und oberste Kante der Ringknorpelplatte wie um eine Rolle fast stramm gespannt herumläuft. Dadurch ist die äußere Kante der Gießbeckenpyramide gehindert, irgendwie beträchtlich sich um die hintere zu drehen. So wie jedoch das Band der hinteren Kante dadurch erschlafft, daß diese selbst höher hinaufrückt, so erschlafft auch die untere Partie des Ligamentum triangulare mit, und nun kann eine Drehung der äußeren Kante um die hintere in ausgiebigerem Maaße von Statten gehen. Die Drehung nach außen wird fast unmöglich durch die gleichzeitige Spannung des inneren, unteren Theiles der Kapselmembran.

Die erste Bewegung geschieht, wie oben erwähnt, um einen und zwar den hintersten Punkt des gespannt bleibenden Flächenwinkels der Portio posterior und interna. Dabei beschreibt der vorderste Punkt der Cartilago arytaenoidea (Fig. 111 *a*) einen Kreisbogen, welcher von der ursprünglichen Lage des Knorpels nach innen zu, weit kleiner ist als der, welcher nach außen beschrieben wird. Der Bewegung in dem einen sowohl als dem anderen Sinne setzen immer gleichzeitig die untersten Bündel der Portio triangularis oder rectangularis eine Grenze, und zugleich steigt die vordere und untere Spitze des Knorpels gegen das Ende der Auswärts- und Einwärts-Bewegung etwas in die Höhe, so daß also von dieser Spitze gleichzeitig ein Kreisbogen in mehr horizontaler Ebene und ein kleinerer Bogen in senkrecht darauf stehender Ebene beschreiben werden muß. Veranlassung zu der ersteren Bewegung geben die arretirenden Bänder, Veranlassung zu letzterer liegt in der Form der Gelenkflächen, indem bei der ursprünglichen Stellung die kleine Erhabenheit am unteren Ende der Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea in der sattelförmigen Vertiefung des Gelenkwulstes der Cartilago cricoidea steht, bei jener Bewegung aber auf den Rand der Vertiefung hinaufsteigt, wodurch der ganze Knorpel diesseits und jenseits jener ursprünglichen Lage emporgehoben wird.

Erschlafft wird jene Kanten-Partie der Kapselmembran, welche wir bisher wenigstens immer etwas gespannt erhalten hatten, dadurch, daß sich die Cartilago arytaenoidea auf dem Gelenkwulst der Cartilago cricoidea nach auf- und rückwärts verschiebt. Diese Bewegung ist genau die eines Schlittens auf der Eisbahn ohne alles Rollen; denn derselbe Punkt der einen Gelenkfläche kommt ganz stetigmit einer Reihe von hintereinander liegenden Punkten der zweiten in Berührung. Von Seite der drei- und viereckigen Kapselportion wird dieser Auf- und Rückwärtsbewegung eine Grenze

Digitized by Google

dann gesetzt, wenn die Gelenkfläche der Cartilago arytaenoidea sich über das obere Ende des Gelenkwulstes der Cart. cricoidea heraufbegeben will; zuerst runzelt sich die Kapselmembran (deren Kante) an dieser Stelle, und wird dann, weil sie sich hart um die Ränder der Gelenkflächen herum ansetzt, nach rück- und aufwärts gelegt und stramm gespannt, was endlich jede weitere Verschiebung hindert.

Bei der Erschlaffung jener hinteren Kante der Kapselmembran sind zugleich alle weiteren Bündel der hinteren und inneren Kapselportion mit erschlafft, was eine Ein- und Auswärtsbewegung der Cartilago arytaenoidea in ziemlich beträchtlichem Umfang zuläßt, ehe wieder je die hintere oder die äußere Portion sich spannt und die Bewegung hemmt. Ist dann aber an einem Punkt die eine Gelenkfläche gegen die andere durch die Spannung der untersten Sehnenbündel bereits unbeweglich gepreßt, so ist eine Verschiebung der oberen Partie der Gelenkflächen auf einander noch eine Zeit lang möglich, bis endlich durch Torsion der Rest der Sehnenbündel jede weitere Bewegung hemmt.

Es beschreibt hiebei, wenn der Knorpel nach auswärts gedreht wird, die vordere, innere Spitze einen Bogen nach aus- und abwärts, bei der entgegengesetzten Bewegung einen Bogen nach ein- und aufwärts; letzterer ist jedoch viel kleiner als ersterer, weil nämlich die äußere Bandportion beinahe *nochmal so kurz ist* als die hintere, der Ansatz der Bandfasern an der Cartilago cricoidea dort mehr in einer kleinen Linie als in einem Punkte geschieht.

Schließlich ist im obigen Falle noch eine Bewegung, nämlich die eines Charnieres, möglich, wobei eine Gelenkfläche auf der anderen rollt, indem immer andere und andere Punkte beider Gelenkflächen mit einander in Berührung kommen. Es rollt hiebei also, während die Drehungsachse durch die Längsachse des Gelenkwulstes der Cartilago cnicoidea geht, der Gießbeckenknorpel von außen nach innen und umgekehrt bis zu einer Grenze, welche der Bewegung durch die zunehmende Spannung der unteren Bündel je der entgegengesetzten Kapselportion ein Ziel setzt.

D. Die Glottis und das Ventil.

Zwei Falten der Schleimhaut, welche in sich verschiedene Gebilde einschließen, und mit diesen zusammen unter dem Namen Stimmbänder (Ligamenta vocalia, inferiora) bekannt, und als solche späteren Betrachtungen vorbehalten bleiben, umgrenzen eine Spalte: die *Glottis*. Da ihre Länge, Lage, Weite und Form wechseln kann und bei der Erzeugung der Töne häufig wechseln muß, dieser Wechsel aber allein von der Bewegung der Knorpeltheile abhängig ist, welche eben näher besprochen wurden, so reiht sich die Untersuchung dieser Spalte hier am besten an.

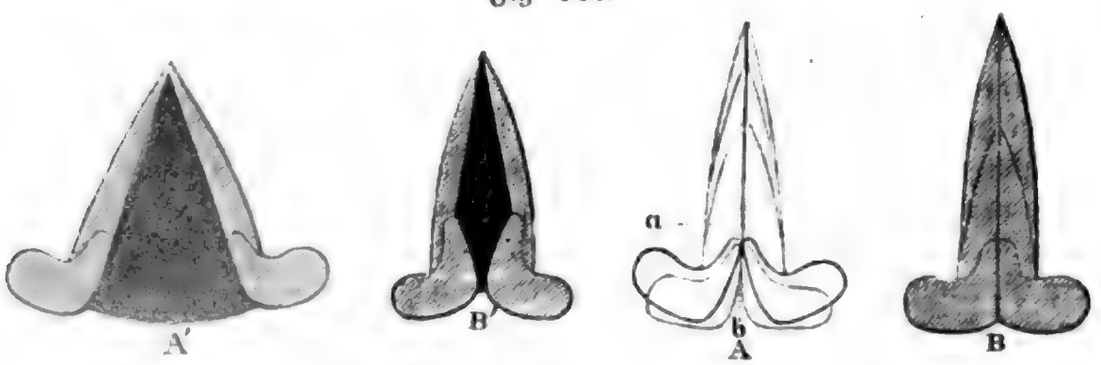
Die Länge der Glottis ist abhängig von der Länge der Stimmbänder und von der Stellung der Cartilagines arytaenoideae. Durch die letztere ist die Form mitbedingt, welche zunächst Berücksichtigung verdient. Es treten zwei Modificationen hiebei auf, welche selbst wieder je zwei Möglichkeiten darbieten. Entweder nämlich: die Cartilagines arytaenoideae berühren sich, oder sie berühren sich nicht. Im ersten Fall *berühren* sich diese Knorpel entweder bloß mit der vorderen Spitze ihrer Basalfläche, also an einem *Punkt*, oder sie berühren sich mit den inneren Kanten, also in einer Linie.

Im zweiten Fall *divergiren* die inneren Begrenzungslinien und wür-

Digitized by

den sich in ihrer Verlängerung entweder vor oder hinter dem Kehlkopf schneiden. Daraus gehen folgende Figuren (Fig. 112) hervor.

Fig. 112.



A B, die erste Modification, zeigt eine rein lineare Spalte, und zwar in *B* sowohl innerhalb als außerhalb dieses Bereiches der Gießkannenknorpel, bei *A* jedoch nur außerhalb desselben, während die Spalte innerhalb dieses Bereiches dreiseitig ist. *A'* und *B'*, die zweite Modification, bildet in einem Falle (*A'*) eine dreieckige Spalte, an welcher der Raum zwischen den beiden Knorpeln mit Theil hat, ebenso wie bei *B'*, in welchem Falle die Form der Spalte lanzettförmig ist.

Die Modification *A*, bei welcher die ganze Ritze in zwei offene Partien durch die Berührung der vorderen, unteren Spitzen der Gießbeckenknorpel abgetheilt ist, hat Veranlassung zu einer bestimmten Bezeichnung dieser beiden Abtheilungen gegeben, indem man die vordere (*a*) als Stimmritze im engeren Sinne des Wortes, die hintere (*b*) als Athmungsritze bei den Autoren aufgeführt findet.

Daß man die hintere Oeffnung (*A*) nicht mit zur Stimmritze rechnen will, hat seinen guten Grund, weil, wie wir später erfahren werden, ihre Gegenwart oder Abwesenheit gar keinen Einfluß auf die Tonerzeugung hat. Die Bezeichnung »Athmungsritze« ist jedoch keineswegs glücklich gewählt. Sie könnte nur so viel bedeuten, als diente diese Oeffnung dazu, der Ausathmungsluft einen Weg offen zu erhalten, während die Passage bei *a* aufs Höchste verengt ist. Ein Grund zu dieser Annahme könnte nur darin liegen, daß man sich vorstellte, es müßte irgendwie hiebei einer nachtheiligen Compression der Luft vorgebeugt werden, oder es verlangte der Chemismus der Respiration eine schnellere Ausfuhr der Luft, als ohne diese Oeffnung möglich wäre. Voraussetzung und Furcht ist gleich ungegründet. Die Modification *B* liefert zuerst den Beweis, daß diese Oeffnung (*A a*) nicht immer vorhanden zu sein braucht. Ferner können wir mittelst der Athemmuskeln die Luft aus der Lunge auch bei möglichst großer Weite der Stimmritze so langsam hervortreiben, als sie nur immer beim Anstimmen solcher Töne, bei welchen die Stimmritze den feinsten Spalt bildet, hervorgedrängt wird, ohne daß eine Athmungsbeschwerde eintritt; endlich macht man sich einen ganz falschen Begriff, wenn man glaubt, daß, wenn jene Spitzen der Gießkannenknorpel mit einander in Berührung bleiben und ein Ton angestimmt wird, die ursprünglich bloß spaltförmige Ritze spaltförmig bliebe. Im Gegentheil wird sich nachweisen lassen, daß die Stimmbänder auch in diesem Falle, während sie ihre Excursionen machen, sich nicht unbeträchtlich von einander entfernen, somit also der auszutreibenden Luft genug freien Raum zum Entweichen geben.

Digitized by Google

Trotzdem steht aber doch jene Oeffnung *A b* in einer näheren Beziehung zur Athembewegung und hilft der willkürlichen »Oekonomie des Athems«, wie es die Sänger nennen, nach.

Man wird sich erinnern, daß oben davon die Rede war, es sei an unserer Windlade kein Ventil angebracht, weil die Stärke des Exspirationsdruckes durch willkürlich bewegliche Muskelmassen regulirt wäre, es auch nicht darauf ankäme, für alle Fälle eine constante Windstärke, sondern je nach Bedarf eine veränderbare zur Disposition zu haben. Die Willkür dieses Exspirationsdruckes hat ihre Grenzen: und in verschiedenen Abständen von diesen ist der mögliche Exspirationsdruck nicht gleich groß, d. h. es nimmt derselbe auch trotz unseres Willens von einem gewissen Punkte an stetig ab.

Hängt, wie dies sich bald mit Leichtigkeit nachweisen läßt, die Höhe des Tones auch von der Windstärke ab, so werden die Töne ohne gleichzeitige Zunahme der Spannung der Stimmbänder selbst trotz des besten Willens gegen das Ende der Exspiration hin mehr und mehr sinken. Gesetzt, es wäre zur Erzeugung der höchsten Töne von Anfang an schon das Maximum der Spannung erforderlich, so könnte jenem von der Windstärke abhängigen Sinken durch keine weitere Spannung mehr vorgebeugt werden.

Die Windstärke hängt jedoch von zweierlei ab: erstens von der Größe des Exspirationsdruckes, zweitens von der Weite der Oeffnung, durch welche der Wind entweicht. Man stecke auf ein Gebläse eine $^1/_4$'' hohe Röhre, welche oben durch zwei sich fast berührende festgespannte Kautschuk-Platten verschlossen und seitlich unmittelbar unter diesen mit einer Oeffnung versehen ist. Hat man einen bestimmten Ton hervorgerufen, so überlasse man das Gebläse sich selbst und man wird den Ton der elastischen Platten immer mehr sinken hören. Nun schließe man plötzlich mit dem Finger die bisher offen gelassene Seitenöffnung der Röhre, so springt der Ton augenblicklich wieder für einen Moment in die Höhe.

Da es nun bei dem Kehlkopf gleichgültig für die ursprüngliche Tonhöhe ist, ob die sogenannte Athmungsritze offen oder geschlossen ist, so wird der Verschluß für die Momente gespart bleiben, in welchen bei den hohen Tönen die nöthige Windstärke nicht mehr durch den Exspirationsdruck für sich, sondern nur noch durch Verengerung der Oeffnung, aus welcher die Luft entweichen soll, herbeigeführt werden kann.

Insofern also die sogenannte Athmungsritze in bestimmten Fällen die Windstärke allein reguliren kann, in anderen reguliren hilft, werde ich diesen Theil der Glottis die Ventilöffnung nennen, und mußte, um dieses zu rechtfertigen, hier schon Einiges einem späteren Abschnitt voraus entnehmen. Die Weite der Ventilöffnungen schwankt je nach dem Spannungsgrad der Stimmbänder. Bei der Leiche eines 34jährigen Mannes betrug, wenn die Form *A* erhalten wurde, die überhaupt größtmögliche Weite der Ventilöffnung 6 Millimeter, durch Spannung der Stimmbänder wurde eine Verengerung um 4 Millimeter herbeigeführt: denn in diesem Fall betrug die Weite nur noch 2 Millimeter.

Der Längendurchmesser der Ventilöffnung ist fast constant, weil die Seiten aus unnachgiebigen Knorpelstücken gebildet sind, und nur die wenig umfangreiche schleifende Bewegung der Gießkannenknorpel in Betracht kommt. Anders verhält es sich bei der eigentlichen Stimmritze mit ihrer seitlichen Begrenzung durch die elastischen Stimmbänder, deren vorderer Endpunkt verrückbar ist. Aber auch ganz abgesehen hiervon, wird die Länge jener durch die Beschaffenheit der Ventilöffnung mit bestimmt. Während nämlich an

Digitized by Google

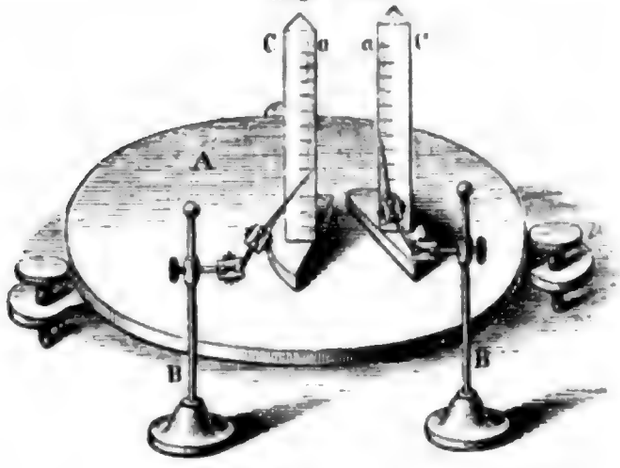
dem Spannungszustand der Bänder durch Zug nach vorwärts gar nichts geändert wurde, verlängerte sich die ganze Ritze durch bloße Annäherung der beiden Cartilagines arytaenoideae, wodurch also aus der Form *B'* die Form *B* erzeugt wurde, um 2,4 Millimeter (bei der Leiche eines 30jährigen Mannes). Dies ergiebt sich unmittelbar aus der starken Neigung der Ringknorpelgelenkfläche, ebenso wie es keiner Erwähnung bedarf, daß die ganze Stimmritze nur dann ihre größte Kürze erlangen kann, wenn außer anderen Umständen zugleich auch die Gießbeckenknorpel auf ihrem Gelenkwulst am meisten herabgerückt sind; dies ist bei der Modification *A'* der Fall.

Die größte Kürze der Glottis kann demnach nur bei gleichzeitig größter Weite vorkommen.

Die Länge der Stimmbänder, im Zustande ihrer Relaxation gemessen, betrug bei Erwachsenen verschiedenen Alters und Geschlechtes im Minimum 10 Millimeter, im Maximum 22 Millimeter, im Mittel 14,7 Millimeter. Ihre mittlere Weite im Durchschnitt 5 Millimeter. Die größte Weite dagegen im Minimum 12,6, im Maximum 18 Millimeter, im Mittel 15,5 Millimeter.

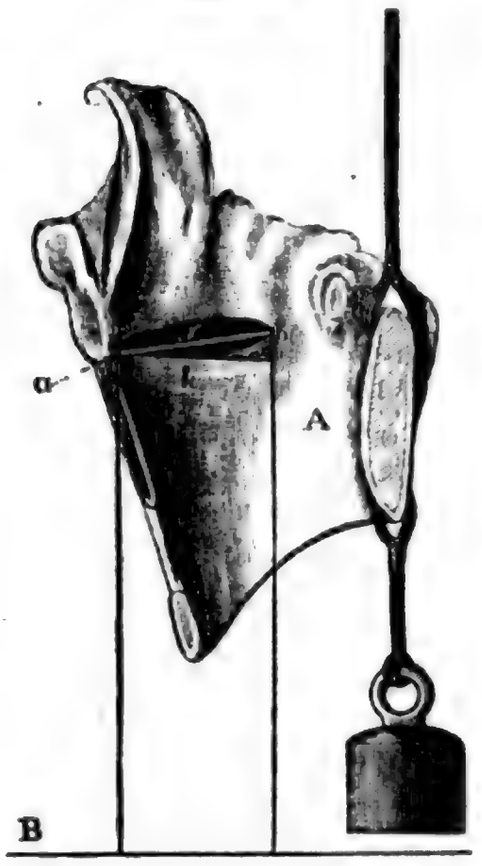
Um die Ebene der Glottis und ihre Neigung gegen den Horizont zu ermitteln, habe ich folgendes Verfahren eingeschlagen: Die eine Hälfte eines von vorn nach hinten genau halbirten Kehlkopfs wurde an einem Faden aufgehängt, welcher durch einen möglichst hoch gelegenen Punkt in der Mittellinie der Ringknorpelplatte hindurch gezogen war; ein zweiter Faden ging durch einen möglichst tief gelegenen Punkt derselben Linie, und an ihm hing ein Gewicht von 500 Grammen. Auf diese Weise war die hintere Schildknorpelwand senkrecht gegen eine darunter befindliche horizontale, geschliffene Glasplatte, Fig. 113 *A*, gestellt. Nun konnte die Entfernung des vordersten und hintersten Punktes der Glottis von dieser leicht und sicher auf folgende Weise gemessen werden: Neben der horizontal gestellten Platte standen auf dem Tisch zwei kleine mit Kugelgelenken versehene Stative *B B*, von denen jedes eine fest eingefügte feine Nähnadel trug. Die Spitzen dieser Nadeln wurden den beiden Endpunkten, z. B. der Stimmbänder, bis zur Berührung genähert, das aufgehängte Präparat mit Vorsicht weggehoben, und nun zwei genau senkrecht stehende in halbe Millimeter getheilte prismatische Maaßstäbe *CC*, deren Theilung *a* an den einander gegenüberstehenden Kanten befindlich war, mit ihren Kanten an die Spitzen der Nadeln geschoben. Sofort konnte der Abstand beider Punkte von der Horizontalen in senkrechter Richtung an den Maaßstäben unmittelbar abgelesen werden, ferner ließ sich, weil die Maaßstäbe auf sehr breiter und schwerer Basis befestigt waren, die Entfernung beider Nadelspitzen von einander und die Entfernung beider Kanten der Maaßstäbe in einer mit der Horizontalebene parallelen Linie messen, so daß man zur Berechnung des Neigungswinkels alle erforderlichen Daten hatte, indem dadurch immer eine ausreichende Anzahl von Stücken des Dreiecks bekannt wurde, aus denen sich der

Fig. 113.



fragliche Winkel bestimmen ließ. Ich bemerke hier gleich, daß, wenn mehrere Dreiecke an einem Kehlkopfe zu messen waren (wie z. B. außer dem Neigungswinkel der Stimmbandebene auch die Neigung der vorderen Schildknorpelkante gegen den Horizont), immer nur die zu einem Dreieck erforderlichen Daten bei einer Aufstellung gewonnen wurden, und nicht etwa das eine Datum einer ersten Messung als gültig auch für eine zweite angesehen ward, weil man nie dafür stehen konnte daß die zweite Aufstellung des Präparates genau der der ersten gleich ausgefallen wäre. Wenn z. B. Fig. 114 *A* der aufgehängte halbe Kehlkopf wäre, so wurden die Nadeln den Punkten *a* und *b* bis zur Berührung genähert; nach Wegnahme des Präparates ergaben die an dessen Stelle eingerückten Maaßstäbe für *a* die Entfernung von der Horizontalebene $B = n$, für *b* die Entfernung $n + a$, die Entfernung beider Nadelspitzen voneinander mit dem Zirkel gemessen $= h$ (Hypothenuse) die Entfernung beider Punkte in horizontaler Richtung *k* (Kathete). Dadurch erhielt man das Dreieck mit den Seiten *a b* und *k* und außerdem noch mit dem bekannten (rechten) Winkel x, und konnte so leicht den Neigungswinkel y bestimmen.

Fig. 114.



Diese Neigung der Stimmbandebene kann verändert werden, und zwar im Allgemeinen auf zweierlei Weise. Sie kann vergrößert werden, wenn die vorderen unteren Spitzen der Gießbeckenknorpel herabrücken. Dieses ist der Fall, wenn die Cartilago thyreoidea der cricoidea genähert wird, und zwar mit einer Kraft, welche den Zug der Ring-Gießbeckenknorpel-Muskeln überwindet; zweitens wenn die Gießbeckenknorpel für sich mit ihrer vorderen Spitze nach abwärts rücken.

Es fragt sich nun, ist die Größe dieser Abwärtsbewegung gleich groß?

Durch die Mitte des unteren Randes der Cartilago thyreoidea wurde ein Faden gezogen, an dessen Ende eine Stahlnadel befestigt war; diese wurde in horizontaler Lage gehalten, und nachdem der Ringknorpel vollkommen unbeweglich fixirt war, vor einer Scala soweit als möglich nach abwärts bewegt. 4 Millimeter betrug hierbei die möglichst große Senkung des Schildknorpels in gerader Linie.

Nun wurde bei demselben Kehlkopf (eines 34jährigen Mannes) eine starke Nadel von hinten nach vorn durch den Gießbeckenknorpel bis vor an die Spitze seiner Basis in einer der Neigung des Gelenkes entsprechenden Richtung gestoßen, und so ein Hebel hergestellt, durch welchen jene Spitze beliebig auf- und abwärts bewegt werden konnte. Unmittelbar vor dieser Spitze ging durch das Stimmband (also durch dessen hinteres Ende) ein Faden, welcher über eine Rolle lief, und an dessen einem Ende ein kleines Gewichtchen und ein in horizontaler Richtung erhalten bleibender feiner Draht

Digitized by Google

als Inder vor einer Scala aufgehängt war. Wurde nun mittelst jener als Hebel wirkenden Nadel die vordere untere Spitze des Gießbeckenknorpels so tief als möglich herabgedrückt, so stieg der Inder genau 4 Millimeter in die Höhe, entsprechend also einer Senkung jener Spitze um 4 Millimeter in gerader Richtung. Daraus folgt, daß auch bei möglichst starker Senkung des Schildknorpels gegen den oberen Rand des Ringknorpels die Neigung der Stimmbandebene beinahe gleich bleiben kann.

Während nun der oben beschriebene Apparat noch ebenso zusammengestellt war, wie eben angegeben worden, wurde untersucht, um wie viel sich jene Spitze der Gießbeckenknorpel senken müsse, wenn ihre Bewegung allein dem Zug der Stimmbänder bei ihrer Spannung überlassen bleibt. Deshalb wurde der Gang des Inder vor der Scala verfolgt, während der Schildknorpel vorn möglichst stark (um 4 Millimeter) gegen den Ringknorpel herabgedrückt wurde. Der Inder stieg um 3,7 Millimeter; um eben so viel war also das hintere Ende der Stimmbandebene herabgerückt. Man sieht, daß auch die elastische Kraft der Stimmbänder die überhaupt mögliche Senkung des hinteren Endes ihrer Ebene zu erreichen in diesem Fall kaum aufhielt, denn die Differenz beträgt nur 0,3 Millimeter.

Nach dem, was oben über die Neigung des Gelenkwulstes an der Cartilago cricoidea gesagt wurde, und was die Messungen des Bewegungsumfanges der Gießbeckenknorpel gelehrt hat, war vorauszusehen, daß bei einzelnen Bewegungen dieser Knorpel ihre vorderen unteren Spitzen in verschiedenen Höhen zu liegen kommen. Die Messungen wurden an demselben Apparat wie vorhin gemacht, und es ergab sich, daß bei möglichster Erweiterung der Stimmritze von ihrer mittleren Weite ab das hintere Ende der Stimmbandebene um 2 Millimeter sank, bei möglichster Verengerung um 2,4 Millimeter stieg; wurde bei mittlerem Zustand der Spannung der Stimmbänder die Verengerung dagegen nur bis zu dem Punkt getrieben, daß sich die Spitzen beider Gießbeckenknorpel eben berührten, so blieb hierbei der Inder vollkommen unbewegt.

Auch die ausführbare directe Bewegung der Knorpelspitzen nach auf- oder abwärts, also die Hebung oder Senkung des hinteren Punktes der Stimmbandebene hat, wenn jene mit einander in Berührung gebracht sind, verschiedene Grenzen, je nachdem die Stimmbänder gleichzeitig durch Zug nach vorwärts gespannt werden oder nicht. Im letzteren Fall beträgt die mögliche Aufwärtsbewegung 4, die mögliche Abwärtsbewegung 0,5 — 1 Millimeter; im ersteren Fall die Aufwärtsbewegung 2 Millimeter, die Abwärtsbewegung natürlich 0.

Wurde endlich ein Faden durch den Gipfel der Gießbeckenpyramide gezogen, so konnte, wenn derselbe über eine Rolle lief, und außer dem Inder ein Gewicht trug, die hintere Kantenportion des Kapselbandes mehr oder weniger gespannt, und bei verschiedenen Spannungsgraden bestimmt werden, um wie viel bei Aus- und Einwärtsbewegungen die Gießbeckengelenkfläche auf dem Gelenkwulst der Cartilago cricoidea auf- und abgeht, was ja ebenfalls auf die Neigung der Stimmbandebene von Einfluß ist.

Geht man von der mittleren Lage der Gießbeckenknorpel aus, so steigt bei senkrechtem Zuge des Fadens nach aufwärts der Gießbeckenknorpel auf dem Ringknorpel:

Digitized by Google

bei einer Belastung	bei Auswärtsbewegung der Cart. arytaen.	bei Einwärtsbewegung der Cart. arytaen.	
von ʒ 2	1 Millimeter	1 Mill.	aufwärts
von ʒ jj	0,2 »	0 »	aufwärts
bei schiefem Zug des Fadens nach vorn unter einem Winkel von 17°: ʒ 2	1 »	1 »	aufwärts.
bei schiefem Zug des Fadens nach vorn unter einem Winkel von 17°: ʒ jj	0 »	0 »	aufwärts.

Was die Neigung der Stimmbandebene gegen den Horizont bei senkrecht stehender hinteren Wand der Cricoidea betrifft, so ist dieselbe, wenn die Stimmbänder erschlafft sind, bei den verschiedenen Individuen sehr verschieden. Ich hebe hier nur einige sehr differente Zahlen hervor und ordne sie nach dem Alter der zugehörigen Leichen.

Ein 4 Monat altes Mädchen hatte eine Neigung der Stimmbandebene von 19° 28′
» 15jähriger Knabe die von 2° 39′
» 28jähriges Weib die von 15°
» 30jähriger Mann die von 21° 2′
» 40 » » » » 31° 20′
» 45 » » » » 21° 37′
» 50jähriges Weib » » 13° 12′.

Bei diesen und allen übrigen Messungen hat sich kein anderes durchgreifendes Gesetz bisher wahrnehmbar gemacht als das, daß diese Neigung der Stimmbandebene bei den Männern beträchtlich (bis über das Doppelte) größer ist als bei den Frauen. Da ich von den untersuchten Leichen nie habe ermitteln können, welche Stimmlage sie im Leben hatten, so konnte ich diesen Beziehungen nicht näher nachgehen, welche sich durch mehrere Zahlendata als wichtig ergeben hatten; denn sehr häufig findet man, wenn man männliche Kehlköpfe untereinander, und weibliche untereinander vergleicht, größere Neigung und geringere Länge der Stimmbänder Hand in Hand gehend. Außerdem wird man hierauf noch dadurch hingewiesen, daß bei ein und demselben Kehlkopf die Spannung der Stimmbänder mit Vergrößerung ihrer Neigung auftritt, wie aus folgender Zahlenreihe sich ergiebt:

Alter der Leiche.	Neigung der Stimmbandebene bei erschlafften Stimmbändern.	bei Spannung durch Zug nach vorwärts.	bei Spannung durch vorn und hinten an den Stimmbändern gleichzeitig wirkenden Zug.
30 J. männlich.	21° 2′	27° 10′	29° 33′
40 » »	21° 2′	27° 50	33° 23
45 » »	21° 37′	29°	29° 57′
28 » weiblich.	15°		32° 1

Digitized by Google

Stellt man die größten Differenzen dieser bei einem Kehlkopf vorkommenden Neigungen mit den Längen der Stimmbänder im erschlafften Zustand zusammen, so bekommt man folgende Reihe:

Stimmbandlänge:	12	17	18,5	19	Millimeter.
Neigungsunterschiede:	17°1′	12°21′	8°21′	8°20′	

Es scheint also die Möglichkeit der Vergrößerung der Stimmbandneigung im umgekehrten Verhältniß zu ihrer ursprünglichen Länge zu stehen.

Schon die früher angeführten Messungen haben gezeigt, daß nicht bloß ein in der Richtung des Stimmbandes nach vorn oder hinten wirkender Zug die Stimmbandebene verschieden zu neigen im Stande ist, sondern daß auch die verschiedenen Bewegungen der Gießbeckenknorpel ohne stattfindendes Maximum der Spannung von Einfluß auf diese Neigung sind. Um einen schließlichen Ueberblick über die relativen Unterschiede wenigstens zu gewinnen, theile ich hier die Resultate der Messungen an dem Kehlkopf eines 45jährigen Mannes mit, welche nach der oben (S. 568) beschriebenen Methode mit den Visirnadeln und senkrechten Maaßstäben angestellt wurden:

a) Neigung in der natürlichen Lage aller Theile 21° 37′ 5″
b) bei stärkster Abwärtsbewegung des Vocalfortsatzes der Cart. arytaen . . . 11° 16′ 32″
c) bei stärkster Rückwärtsbewegung der Cart. arytaen. . . . . 18° 12′ 37″
d) bei stärkster Auswärtsbewegung des Vocalfortsatzes der Cart. arytaen. . . 14° 59′ 17″
e) bei stärkster Einwärtsbewegung desselben (aber gleichzeitigem Zug am Ligament. cricothyreoideum nach abwärts) . . 12° 9′ 10″

E. Der Muskelmechanismus und die Stimmbänder.

Der Muskelapparat des Kehlkopfes ist darauf vor Allem berechnet, bestimmte Spannungsgrade der Stimmbänder hervorzurufen; nur einige kleinere Muskeln haben andere Aufgaben, indem sie theils als Hautmuskeln, theils als Bewegungsvermittler für den Kehldeckel auftreten.

Wir beginnen mit den wichtigeren, welche zunächst mit den Stimmbändern in Beziehung stehen, und müssen diese letzteren für sich und in ihrem Zusammenhang mit der Muskulatur würdigen.

Die Stimmbänder, Ligamenta vocalia, werden die zwei unteren Schleimhautfalten der Kehlkopfauskleidung genannt, welche von den oberen mit jenen parallel laufenden Bändern jeder Seit's durch eine Grube, die Morgagni'schen Ventrikel, getrennt sind.

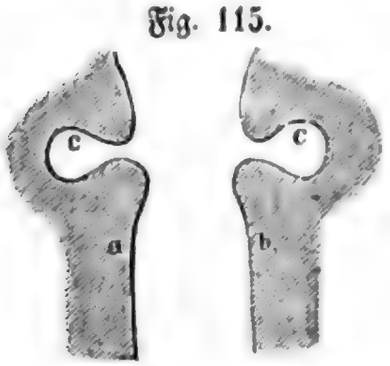
Wir unterscheiden an den unteren Stimmbändern zwei Theile: den freien Rand und den Stimmbandkörper. Der freie Rand beträgt circa 2 Millimeter, wenn er möglichst in die Breite gezogen ist. So wie der Zug nachläßt, nimmt er eine kaum meßbare Breite an, und glättet sich fast vollkommen. Dies rührt von den vielen eingestreuten elastischen Fasern und dem sehr strammen der Essigsäure sehr wenig zugänglichen Fasergewebe her, welches unmittelbar unter der Schleimhaut liegt. Dieser freie Rand stellt eine wahre nach innen offene Falte oder Duplicatur dar, deren beide Platten mit einander nur durch zarte zwischengelagerte Fasermassen verbunden sind; denn ohne alle mechanische Gewalt läßt sich diese Duplicatur entfalten. Nach auswärts weichen beide Platten je mehr und mehr aus einander, so zwar, daß die

Digitized by Google

obere Platte einen spitzen Ebenen-Winkel von 13° 29′ mit der unteren bildet, und den Boden des Morgagni'schen Ventrikels darstellt, der bei dem Mann eine Tiefe von 8—10 Millimetern erreichen kann.

Der freie Rand des Stimmbands springt nicht immer gleich weit in das Cavum des Kehlkopfes vor. Bei einem und demselben Individuum hängt dies von der jeweiligen Stellung des Gießbeckenknorpels ab; bei den verschiedenen Leichen am wahrscheinlichsten von der Todesart oder der Zeit der Untersuchung nach dem Tode, wodurch bald mit mehr, bald mit weniger Flüssigkeit die Gewebe infiltrirt sind. Die Verengerung des Kehlkopfraumes in der Gegend der Stimmritze geschieht in der Mehrzahl der Fälle mehr allmälig, als durch ein plötzliches Vorspringen des Stimmbandes, so daß man, wenn der ganze Kehlkopf der Länge nach halbirt ist, eine vom unteren Rand der Cartilago cricoidea stetig ansteigende Ebene vor sich hat; nur rascher als in den tieferen Theilen nimmt die Steilheit von einer Linie an zu, welche man sich von dem obersten Punkte der vorderen zum obersten der hinteren Mittellinie des Ringknorpels gezogen zu denken hat (Fig. 115 senkrechter Durchschnitt in der Querachse des Kehlkopfes *a b*), was mit der hier stattfindenden Verengerung der knorpeligen Grundlage des Organes zusammenhängt (cf. oben). Ganz ähnlich ist es mit den oberen Stimmbändern; auch sie bilden nicht horizontal vorspringende Platten, sondern rücken bis zu ihrem freien Rand allmälig von oben nach abwärts der Mittelebene des Kehlkopfraumes näher, und bilden mit der unteren Platte ihrer Falte *c c* eine gewölbte Decke des Morgagni'schen Ventrikels.

Fig. 115.



Die vordere Insertion der Stimmbänder, welche alle viere fast in einem Punkt convergiren, findet nahe der Mitte der Schildknorpelhöhe und zwar in dem Flächenwinkel beider Schildknorpelplatten statt; die hintere Insertion jedes oberen und unteren Stimmbandes in dem vorderen einspringenden Winkel der Cartilago arytaenoidea.

Der Körper des unteren Stimmbandes besteht aus Muskelsubstanz, welche in jenen Falten gegen das Kehlkopfcavum hin eingeschlossen ist. Aus dem über die Falten Gesagten geht hervor, daß dieser Stimmbandkörper auf dem Durchschnitt ein Dreieck darstellt, dessen Grundlinie eine Linie der Kehlkopfwand, dessen kleineren Schenkel der Boden des Morgagni'schen Ventrikels, und dessen längeren Schenkel eine der Schleimhautbekleidung parallele Linie bildet. So haben wir jedoch mehr willkürlich den Körper des unteren Stimmbandes abgegrenzt; in der Wirklichkeit geht derselbe unmittelbar in den des oberen, und in höher oben gelegene Partien der Schleimhaut über.

Der Zweck dieses Werkes verlangt weniger eine anatomische als physiologische Betrachtung, weshalb denn auch im Folgenden jene eine mehr untergeordnete Rolle spielen, und der Effect der verschiedenen Muskeln zunächst Berücksichtigung finden soll.

Wir unterscheiden zuvörderst Verlängerung, Verkürzung und Spannung der unteren Stimmbänder, Dinge, welche auf die Tonbildung von wesentlichem Einfluß sind, und in den physiologischen Lehrbüchern bisher nicht streng genug aus einander gehalten wurden; denn Verkürzung und Erschlaffung, Verlängerung und Spannung sind durchaus nicht in dem Grade von einander abhängig, als dies gewöhnlich angenommen wird. Verkürzung kann mit gro-

Digitized by Google

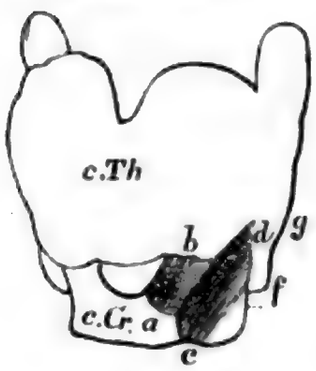
ßer Spannung, und Verlängerung mit relativ geringer Spannung auftreten.

Die Verlängerung des Stimmbandes kann durch vorwärtsgehenden oder rückwärtsgehenden, oder vorwärts- und rückwärtsgehenden Zug herbeigeführt werden[1]). Im ersten Fall sind die Gießbeckenknorpel fixirt, im zweiten die Cartilago thyreoidea, im dritten liegt der unbewegliche Punkt in der Mitte des Stimmbandes, wenn der Zug vor- und rückwärts gleich stark ist.

Die Fixirung der Gießbeckenknorpel kann, während der Zug vorwärts wirkt, bei ihrer Beweglichkeit nicht durch eine sich gleichbleibende, gleichsam einstellende Muskelcontraction ermöglicht werden, sondern durch eine dem Vorwärtszug genau proportional zunehmende Spannung in den die Gießbeckenknorpel rückwärtsbewegenden Muskeln, bis zu dem Moment, in welchem die stramm gespannte hintere Kapselportion die unverrückbare Einstellung übernommen hat. Vorn zieht der Musculus cricothyreoideus, rückwärts der Musculus cricoarytaenoideus posticus und obliquus.

Der Musc. cricothyreoideus besteht aus zwei Portionen. Die eine Portion setzt sich mehr an dem unteren Rande des Schildknorpels (Fig. 116 *c. Th.*) an, und hat einen oft senkrechten immer wenigstens sehr steil schief ansteigenden Faserzug (*a b*). Die zweite Portion spannt ihre Fasern von der Cartilago cricoidea (*c. Cr.*) hauptsächlich zu dem kleinen Schildknorpelhorn (*g*) herüber, und zwar in einer sehr schiefen, nicht selten fast ganz wagrechten Richtung (*c d*). Es sind mir Leichen vorgekommen, an deren Kehlkopf die letztere Portion als ein ganz selbstständiger mit einer starken schmalen, an dem kleinen Horn befestigten Sehne versehener Muskel angetroffen wurde. Wäre jene oben nachgewiesene Labilität des Gelenkes nicht vorhanden, so müßte diese Muskelportion der ersteren antagonistisch entgegenwirken, wie man auch bei gewissen Verschiebungen der Kehlkopftheile gegen einander wahrnehmen kann, daß in demselben Augenblicke, in welchem dadurch die eine Portion gerunzelt wird, die andere sich sehr stramm spannt. Ehe ich die wahre Natur der Bewegung durch das oben mitgetheilte Verfahren ermittelt hatte, schien mir eine solche Annahme nicht allein durch jene entgegengesetzten Zustände, in welche beide Portionen gleichzeitig durch dieselbe Verschiebung der Knorpel gerathen, gerechtfertigt, sondern auch dadurch, daß damit die Möglichkeit einer Abspannung der Bänder durch eine außerhalb des Kehlkopfraumes gelegenen Muskelkraft gegeben wäre. Da aber in der Wirklichkeit nicht der oberhalb der Insertion jener Portion liegende Drehpunkt vorhanden ist, wie er sich so leicht dort bilden kann, wenn man, beide Knorpel in den Händen haltend, ihre gegenseitige Verschiebung versucht, so kann von einer derartigen Wirkung

Fig. 116.



[1]) Vorläufig begnügen wir uns, diese Verhältnisse am isolirten Kehlkopf zu studiren, wobei wir willkürlich den fixen Punkt meist in die Cartilago cricoidea legen, weil wir diese behufs der Messungen und Versuche befestigen mußten und leichter befestigen konnten als die Cartilago thyreoidea. Wie sich die Sache aber am Lebenden verhält, und wie sich in Folge dieser Verschiedenheit die Benutzung der hier gewonnenen Resultate ändert, ist später ausführlich erörtert.

Digitized by Google

nicht die Rede sein, vielmehr muß dieser Portion die Function zugeschrieben werden, daß sie das kleine Horn und somit den ganzen Schildknorpel in fast gerader Richtung vorwärts bewegt, wenn man sich nämlich, wie hier immer willkürlich, die Cricoidea fixirt denkt, wobei dann die Wirkung der ersten Portion (*a b*) theils die der anderen unterstützt, vorzüglich aber den vorderen Punkt der Schildknorpelkante im Bogen herabbewegt.

Der zweite Fall ist der, daß die Verlängerung durch einseitigen Zug nach rückwärts bewerkstelligt wird. Hiebei kann eine Fixirung der vorderen Wandung des Kehlkopfes durch die gleichzeitige Wirkung der an der Cartilago thyreoidea sich anheftenden Heber und Senker der zunehmenden Rückwärtsbewegung der Gießbeckenknorpel die Wage halten. Nach dem, was über das Gelenk auseinandergesetzt wurde, ergiebt sich, daß eine Rückwärtsbewegung nicht ohne Aufwärtsbewegung denkbar ist, und das dabei erreichbare Maximum der Verlängerung erreichte auch in diesem Falle 4,5 Millimeter.

Im dritten Fall, in welchem der fixe Punkt im Verlaufe des Stimmbandes, also etwa in der Mitte liegt, und der Zug gleichzeitig vor- und rückwärts wirkt, bleibt das Maximum der Verlängerung gleich, indem nämlich die Elasticitätsgrenze der Stimmbänder mit jener Zahl erreicht ist, welche dem einseitigen Zuge je nach vorwärts oder rückwärts entspricht. Dies deutet darauf hin, daß es nicht gleichgültig ist, auf welche dieser drei verschiedenen Arten die größte Verlängerung herbeigeführt wird, ein Gegenstand, welcher bei der Betrachtung »des mechanischen Vorgangs der Stimmbandschwingungen« seine Erledigung finden wird. Hier nur noch die an einer Reihe von Kehlköpfen gefundenen Zahlen für die extremen Stimmbandlängen.

Alter und Geschlecht der Leichen, deren Stimmbänder gemessen wurden.	Stimmbandlänge, wenn gar kein Zug wirkt.	Stimmbandlänge bei größter Spannung der Stimmbänder.	Differenz.	Verlängerung der Stimmbänder, wenn ihre natürliche Länge = 100 gesetzt wird.
9 J. Mädchen.	9,5	11,2	1,7	117,9
30 » männlich.	19,5	23	3,5	118,0
30 » »	20,2	24	3,8	120,0
25 » »	19,5	23,87	4,3	122,4
34 » »	16,0	20,2	4,2	125,0
50 » »	22,1	26,0	3,9	126
45 » »	19	24	5,0	126,3
? »	15,0	19,0	4,0	126,6
64 » »	15,0	19,0	4,0	126,6
35 » »	14,0	18,0	4,0	128,5
50 » weiblich.	14,7	19,0	4,3	129,2
27 » männlich.	19,0	25,0	6	131,5
31 » »	15,0	20,0	5	133,3
48 » weiblich.	12,0	16,0	4	133,3
24 » »	14,9	19,8	4,9	133,5
19 » »	13,0	17,5	4,5	134,6
20 » männlich.	18,0	25,0	7,0	138,8
19 » weiblich.	10,0	14,0	4,0	140,0
15 » männlich.	10,0	14,0	4,0	140,0

An den Grenzen steht somit auf der einen Seite das frühe Jugendalter,

Digitized by Google

auf der entgegengesetzten das Blüthealter, während das Alter der eigentlichen Reife und das höhere Alter sich weder dem einen noch dem anderen Endpunkt entschieden zuneigt. Als mittlere Größe der Verlängerung darf 29 Proc. angenommen werden; was nach Früherem (S. 522) einem circa 500 Grammen entsprechenden Aufwand von Muskelkraft entspräche.

Die Verkürzung des Stimmbandes kann ebenso wie die Verlängerung auf dreierlei Weise zu Stande kommen. Entweder es wird der vordere Endpunkt dem fixirten hinteren näher gebracht, oder der hintere dem fixirten vorderen, oder beide Endpunkte rücken gleichzeitig der Mitte der Stimmbandlinie näher.

Der vordere Endpunkt wird fixirt durch eine die Entfernung des Schildknorpels vom Ringknorpel gleich erhaltende Contraction des Musc. cricothyreoideus, wobei jedoch nothwendig der Ringknorpel selbst festgestellt sein müßte. Dann bringt eine Contraction des Musculus thyreoarytaenoideus häufig in Verbindung mit dem Cricoarytaenoideus lateralis den hinteren Punkt dem vorderen näher.

Der hintere Endpunkt wird fixirt durch eine entsprechende Contraction der auf der Rückseite des Gießbeckenknorpels angehefteten Muskeln, während wiederum der Musculus thyreoarytaenoideus sich contrahirt und den stumpfen Winkel der vordersten Schildknorpellinie einem rechten zu nähern sucht.

Die Zusammenziehung desselben Muskels ruft, wenn vorderer und hinterer Endpunkt des Stimmbandes nicht fixirt ist, eine beiderseitige Näherung dieser Punkte hervor. Denkt man sich die Cart. thyreoidea fixirt, so kommen hiebei noch andere als Muskelkräfte in Betracht, welche eine Verkürzung der Bänder herbeiführen, und von welchen später das Weitere auseinandergesetzt wird.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Spannungsgrade der Stimmbänder über, so müssen wir im Auge behalten, daß bei dem Tönen derselben in vielen Fällen der ganze Stimmbandkörper schwingt, und daß weiter derselbe nicht eine Platte von constantem Elasticitätsmodulus darstellt, wie etwa eine Kautschuk-Zunge. Seine größte Masse besteht aus einem Muskel, von dessen inneren variablen Zuständen wesentlich die Elasticität des ganzen Stimmbandes abhängig ist. Dies führt auf eine nähere Betrachtung des Musculus thyreoarytaenoideus; denn seine Fasern sind es, welche hier eine so wichtige Rolle spielen.

Im Ganzen stellt dieser Muskel eine dreiseitige Pyramide dar, insofern alle Querdurchschnitte bis nahe gegen die beiden Endpunkte hin Dreiecke darstellen, deren Basis der Außenfläche, deren Spitze dem Stimmbandrande entspricht, und weiter diese Dreiecke immer kleinere Flächenräume einnehmen, je näher der Cartilago arytaenoidea, immer größere, je näher der Cartilago thyreoidea. An letzterer setzen sich seine Fasern in einer dem Flächenwinkel der beiden Schildknorpelplatten parallelen und jenem Winkel sehr nahe halb so langen Linie an. An der Cartilago arytaenoidea heften sich die Fasern an dem unteren Theil des äußeren Randes und der äußeren Fläche dieses Knorpels an. Der Verlauf der Muskelbündel, welche dem thyreoarytaenoideus im strengsten Sinne des Wortes zukommen, ist im Allgemeinen parallel mit dem Stimmband gerichtet, nur ist begreiflich, daß die vorderen, unteren, um sich diesem Parallelismus zu nähern, etwas schief nach aufwärts steigen müssen. Am besten überzeugt man sich hiervon an Querschnitten durch den getrockneten Muskel.

Betrachtet man feine Durchschnitte sehr vorsichtig getrockneter Stimm-

Digitized by Google

bänder, so findet man bei schwächerer Vergrößerung eine große Menge dunkler netzförmig unter einander verbundener Streifen, welche in der Mitte des Stimmbandes eine sehr regelmäßige Lagerung gegen den Rand hin zeigen. Benutzt man stärkere Vergrößerungen, so überzeugt man sich, daß diese Streifen (Fig. 117, *b b*) nichts Anderes sind, als Durchschnitte linear geordneter Fasern, die somit in ihren Hauptzügen parallel den Muskelbündelchen *c* laufen. Jene Streifen convergiren schwach gegen den freien Rand des Stimmbandes *A* hin, verschwinden auf Zusatz von Essigsäure nicht, büßen dabei aber ihre zierliche regelmäßige Anordnung ein. Senkrechte Schnitte, parallel dem freien Rande, überzeugen, daß sie regelmäßige von einem Endpunkte des Stimmbandes zum anderen hinlaufende Züge elastischer Fasern sind, so daß sich also für das Stimmband in der Nähe des freien Randes folgendes Bild hieraus entwerfen läßt. Primitive Muskelbündel ziehen sich durch die Länge des Bandes, und am weitesten reichen sie, wenn auch vereinzelt, in der mittleren Längsebene gegen den freien Rand hinauf. Wie die Muskelbündel, so ziehen an diesen Stellen durch den ganzen Rand hin elastische Fasern, platte, ziemlich hohe Bündel darstellend, welche gleich den Blättern eines Buches durch die Dicke des Randes bis nahe dessen äußerster Grenze neben einander gelagert, unter einander aber durch viele kleine Querbündel verbunden sind. Diese letzteren werden größer je näher der Muskelmasse, so daß die Durchschnitte schon hier mehr polygonale Figuren zeigen, von deren Umrissen, weiter vom freien Rande ab, die feinen Muskelbündel begrenzt sind. Es nimmt hier also das Band in seiner Dicke einen zelligen oder fächerigen Bau an, um in seine Masse, zuerst vereinzelt, dann dicht gedrängt stehend, die mit ihm gleich gerichteten Muskelbündel aufzunehmen, d. h. das Perimysium derselben bilden zu helfen. Behandlung mit kaustischem Natron und Essigsäure in gelinder Wärme weist aus, daß die größte Menge elastischer Fasern im freien Stimmbandrande befindlich ist, daß aber auch dergleichen im Perimysium der einfachen Muskelbündel in beträchtlicherer Menge vorhanden sind als sonst wo. Die Verbindung der Muskelbündel des Stimmbandes mit den Knorpeln ist eine sehr innige, wie man Fig. 118 besonders gut an der Anheftungsstelle des Thyreoarytaenoideus an dem Gießbeckenknorpel auf Durchschnitten wahrnimmt. Perichondrium und Perimysium ist nicht mehr von einander zu unterscheiden. Das Muskelbündel *A* stößt unmittelbar mit seinen einzelnen Ausläufern an die Knorpelmasse *B* an.

Fig. 117.

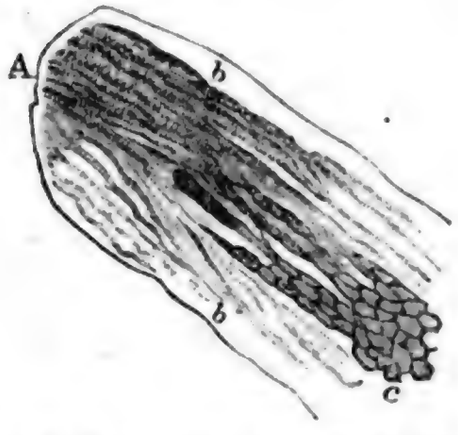
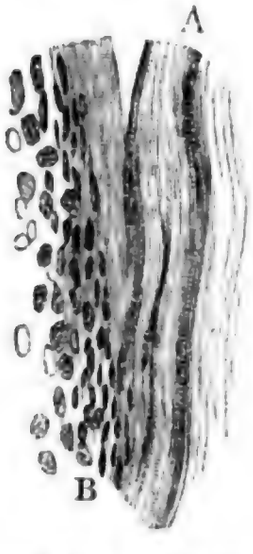


Fig. 118.



Hiernach möchte ich gewiß nicht mit Unrecht das eigentliche Stimmband als die mit sehr vielen elastischen Fasern gemengte Fascie des Stimmbandmuskels ansehen, niemals aber, wie es hie und da geschehen ist, als eine Sehne desselben betrachten.

Digitized by Google

Dieſes Verhältniß der Faſerzüge elaſtiſcher und contractiler Gewebmaſſen geſtattet eine höchſt gleichmäßige Spannung des Stimmbandrandes und zugleich eine größere Variation in den Elaſticitätsmaaßen des Stimmbandkörpers, als dies ohne Einbettung eines Muskels in die Stimmbandfalte möglich wäre. Der einfache Zug an dem einen oder dem anderen Stimmbandende bewirkt zunächſt hauptſächlich eine der Verlängerung entſprechende Spannung des Randes; denn wenn durch die Contraction des Musculus cricothyreoideus der untere Schildknorpelrand dem oberen Ringknorpelrand genähert wird, ſo wird der ſtumpfe Winkel, welchen die vorderſte Mittellinie des Schildknorpels mit der Horizontalen bildet, ſpitzer, und gerade der Punkt jener Linie, an welchen ſich der Stimmbandrand anheftet, wird am meiſten von allen denen, welche weiter dem Muskelkörper zum Anſatz dienen, nach vorwärts gezogen. Bei der Rückwärtsbewegung der Cartilago arytaenoidea, bei welcher die untere Spitze (Vocalfortſatz) des Knorpels meiſt nach aufwärts gebäumt, oder die Inſertionsſtelle des Stimmbandrandes wenigſtens verhältnißmäßig höher hinaufgezogen wird als die übrigen Punkte des Stimmbandkörpers, muß der Stimmbandrand ebenfalls am meiſten verlängert und entſprechend geſpannt werden.

Ohne gleichzeitige Contraction des Musculus thyreoarytaenoideus kann ſomit höchſtens der Stimmbandrand das Maximum der Spannung erfahren. Dieſer kann deshalb möglichſt verlängert ſein bei relativ ſchwacher Spannung des Stimmbandkörpers. Zieht ſich der Muskel zuſammen, ſo ändert ſich, wie Weber gezeigt hat, der Elaſticitätsmodulus der Muskelſubſtanz, weshalb der gleiche Verkürzungsgrad des ganzen Stimmbandes nicht immer die gleichen Schwingungsmengen bringt, ſondern möglicherweiſe ſehr verſchiedene.

Wie aber ferner ein ſich contrahirender Muskel, an deſſen beiden Enden während der Contraction gleichzeitig ſpannende Kräfte wirken, ſonſt auch einen hohen Grad von Starrheit und Unbiegſamkeit gewinnen kann, ſo iſt auch denkbar, daß der Stimmbandmuskel gleich einem ſtarren Körper dem Windſtrom der Lunge gegenüber unbeweglich iſt.

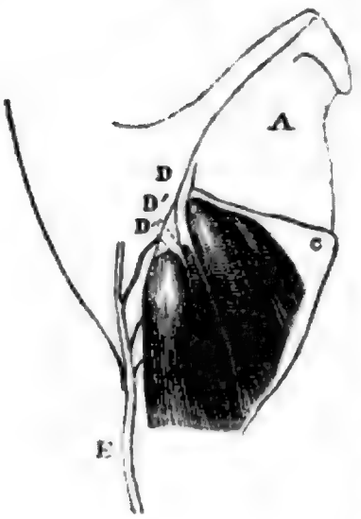
Endlich kann der ſeiner Contraction ſich entgegenſtemmende Widerſtand weniger in der Zugwirkung der Muskeln als in den Verhältniſſen des Gelenkes, deſſen Kapſel und des Ligamentum cricothyreoideum gelegen ſein, ſo daß der Stimmbandrand aufs Höchſte verkürzt und der Stimmbandkörper aufs Höchſte geſpannt iſt.

Soll der Stimmbandrand und der Stimmbandkörper gleichzeitig möglichſt verkürzt und erſchlafft ſein, ſo bedarf es eines anderen Muskels als des Thyreoarytaenoideus, nämlich des Cricoarytaenoideus lateralis. Dieſer Muskel, nicht ſelten mit der äußeren Partie des erſteren verwachſen, ſteht einzelnen Bündeln des Cricoarytaenoideus posticus antagoniſtiſch in ſeiner Wirkung gegenüber. Faßt man nämlich den ganzen Lateralis mit der Pincette und zieht gleichzeitig an dem oberen Drittheil der Muskelmaſſe des Posticus, ſo ſpürt die den Lateralis haltende Hand einen ſtarken Zug, während die untere Partie des Posticus, in der Richtung ihres Faſerverlaufes angezogen, dies gar nicht bewirkt. Im Allgemeinen geſchieht die Bewegung der Cartilago arytaenoidea durch den Posticus in einer Ebene, welche ſenkrecht auf dem horizontalen Querſchnitt des Kehlkopfes ſteht, und durch folgende weitere Punkte beſtimmt wird: oberſter und hinterſter Punkt der Cartilago arytaenoidea, hinterer Endpunkt des Morgagni'ſchen Ventrikels.

Digitized by Google

Der ganze Muskel ist in drei Portionen zu zerspalten (Fig. 119), wie ihm denn auch der Ramus laryngeus inferior nervi vagi, *E*, drei Aestchen hinter einander zuführt. Durch die oberste Partie *D* wird die Cartilago arytaenoidea *A* um den hinteren Endpunkt ihres inneren Randes gedreht; durch die mittlere *D'* wird der hintere Endpunkt des äußeren Randes nach abwärts und rückwärts gezogen, durch die unterste Partie *D''* weniger nach rückwärts und mehr nach abwärts.

Fig. 119.



Es erleidet hierdurch das vordere Ende der Cartilago arytaenoidea, also der hintere Endpunkt des Stimmbandes, eine Kreisbewegung, so zwar, daß Contraction der oberen Muskelportion Veranlassung zur Beschreibung eines kleineren Kreises, die der mittleren zur Beschreibung eines größeren, die der untersten zu der des kleinsten giebt. Der Effect giebt sich hauptsächlich durch Erweiterung des hinteren Endes der Glottis kund. Betrug die mittlere Weite daselbst 5 Millimeter, so konnte sie

durch die obere Partie bis auf	10 Millim.	erster Fall,	10 Millim.	zweiter Fall,
durch die mittlere Partie bis auf	12 »		11 »	
durch die untere Partie bis auf	9,3 »		9,5 »	

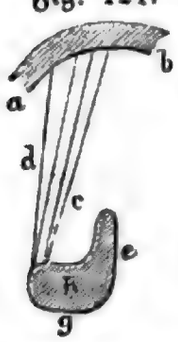
gebracht werden.

Wenn auch bei vielen Leichen die drei Bündel des Posticus sich nicht so scharf von einander abgrenzen, als dies in dem vorliegenden, genau nach der Natur (von H. Bruch) gezeichneten, Fall (Fig. 119) zu sehen war, so berechtigt die immer gleiche Vertheilung der Faserbündel bei ihrer Insertion an der hinteren und unteren Ecke der Cartilago arytaenoidea zu der Annahme von drei an der vorderen Knorpelspitze verschiedene Bewegungsgrade hervorrufenden Fasermassen. Es sei in Fig. 120 *a* die Knorpelspitze, *b* der Drehpunkt des Knorpels, so muß die Muskelmasse *c*, welche sich näher dem Drehpunkt inserirt, einen kleineren Kreisbogen beschreiben lassen als die (*d*), welche parallel mit jener zieht, aber sich entfernter vom Drehpunkt inserirt. Diejenige (*e*) endlich, welche wohl am entferntesten von dem Drehpunkt sich inserirt, aber unter einem viel stumpferen Winkel angreift, wird *a* am wenigsten weit nach außen führen können.

Fig. 120.

Was die Musculi cricoarytaenoidei laterales betrifft, so haben diese eine doppelte Bedeutung; erstens nämlich die Stimmbänder zu verkürzen, zweitens die Ventilöffnung zu reguliren. Nun entspringt bekanntlich der Muskel breit vom seitlichen Theil des oberen Randes und der äußeren Fläche des Ringknorpelbogens, und heftet sich an dem unteren Theile der äußeren Gießbeckenknorpelfläche an. Wenn nun (auf dem idealen Durchschnitt Fig. 121) *a b* den Ringknorpel, *e f g* den Gießbeckenknorpel und *c d* den M. lateralis darstellt, so wird durch seine Contraction der letztere dem ersteren Knorpel erstens so weit genähert, als dies das Kapselband erlaubt. Ist diese Grenze erreicht, so kann die Cartilago arytaenoidea nicht mehr im Ganzen nach abwärts bewegt werden, dagegen bewirkt der Zug der Fasern, besonders auf der Seite von *d*, zweitens eine Drehung

Fig. 121.

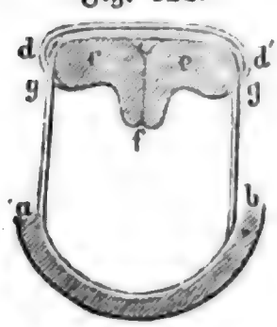


Digitized by Google

um den Punkt *h*, welche die im Früheren angegebene Größe, wenigstens ohne Behinderung von Seite der Kapselmembran, gewinnen kann. Die beiden Laterales nähern somit bis zur Berührung die Spitzen der Cartilagines arytaenoideae einander und öffnen das Ventil, wenn ihre Zugkraft die des Arytaenoideus transversus und der obliqui überwindet.

Transversus und Obliquus sind hauptsächlich die Ventilmuskeln, indem alle übrigen die Form der Ventilöffnung mit bestimmenden Muskeln, zugleich auch Einfluß auf die Verlängerung oder Verkürzung der Stimmbänder haben. Bei der wesentlichen Gleichartigkeit ihrer Function kann es kein Wunder nehmen, wenn beide Muskeln nicht immer gleich stark entwickelt sind. Besonders die Obliqui trifft es, daß sie oft kaum angedeutet, in anderen Fällen sehr ausgebildet, als kreuzweise verflochtene Bündel angetroffen werden; gewöhnlich findet man auch ganz zarte, platte Muskelbündel Fig. 122 (*g*) des Transversus oder Obliquus, welche sich über den äußeren Rand der Cartilago arytaenoidea herüberziehen und sich unmittelbar in die oberflächliche und oberste Lage des Cricoarytaenoideus lateralis fortsetzen. Wirken letztere allein, so müssen die inneren einander zugekehrten Flächen der Gießbeckenknorpel zur Berührung kommen, weil sie schleuderförmig um die beiden Knorpel herumgehen, wie aus Fig. 122 ersichtlich ist, in welcher *ab* die Cartilago cricoidea, *cc* die Cartilagines arytaenoideae darstellt. Wirken aber, wie dies bei der viel größeren Faserfumme als Regel vorauszusetzen sein wird, die übrigen Muskelbündel der Obliqui und des Transversus (in der Figur *dd'*), so geschieht die Annäherung der beiden Gießbeckenknorpel nicht in einer Fläche, sondern bloß in dem hintersten Punkt (*e*), so daß also die Ventilöffnung nach vorn erweitert wird, wenn nicht gleichzeitig die Cricoarytaenoidei laterales und (oder) Thyreoarytaenoidei die vorderen Endpunkte (*f*) mit einander in Berührung bringen.

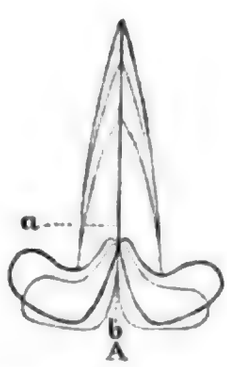
Fig. 122.



Stellen wir demgemäß die verschiedenen Formen der Glottis und Zustände der Stimmbänder, wie sie durch die Muskelthätigkeit bedingt sind, zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

Fig. 123.

I.

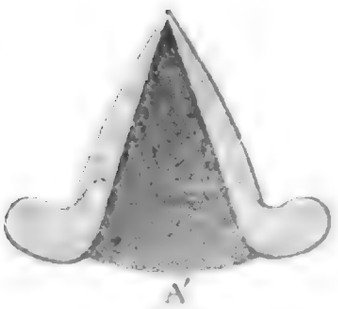


II.

Stellung des Ventils durch die M. cricoarytaenoidei laterales, wobei die Stimmbänder 1) im Ganzen gespannt sein können: durch die Musculi cricothyreoidei oder die Stimmbandkörper durch die M. thyreoarytaenoidei, 2) im Ganzen abgespannt, wenn die genannten Muskeln erschlafft sind.

Ventilöffnung geschlossen durch die M. cricoarytaenoidei obliqui, den arytaenoideus transversus, cricoarytaenoideus lateralis, wobei die Stimmbänder im Ganzen oder je Rand und Körper allein gespannt oder erschlafft sein können und zwar durch dieselben Muskeln wie sub. I.

Digitized by Google



III.

Ventil am weiteſten geöffnet durch die M. cricoarytaenoidei postici und zwar hauptſächlich ihrer beiden oberſten Bündel. Die Stimmbänder können dabei wohl etwas verlängert, aber nicht mit einer jene Muskelkraft überwiegenden Stärke geſpannt ſein, am wenigſten können ſich hierbei die Cricoarytaenoidei laterales und Thyreoarytaenoidei, etwas die Cricothyreoidei verkürzt haben.

IV.

Ventilöffnung hinten geſchloſſen durch die Musculi obliqui, den Arytaenoideus transversus und das ſchleuderförmige Faſerbündel des Cricoarytaenoideus lateralis. Die Stimmbänder können dabei wohl etwas verlängert, aber nicht mehr durch Contraction der Cricothyreoidei, Cricoarytaenoidei laterales, Thyreoarytaenoidei geſpannt ſein, als dies die Gegenwirkung der die Form des Ventils eben beſtimmenden Muskelkräfte erlauben.

Hieraus geht hervor, daß nur bei den zwei erſten Formen der Stimmritze das Maximum der Spannung gleichzeitig möglich iſt; denn hier wirken die ſpannenden Kräfte am einen Ende des Stimmbandes nicht gegen einen durch bloße Muskelkraft fixirten, entgegengeſetzten Punkt deſſelben, ſondern dieſer letztere iſt durch Muskelkraft und ein unnachgiebiges Gewebe, die hintere Kante des Kapſelbandes, feſtgehalten. In den beiden letzten Fällen (III. und IV.) kann dagegen die Spannung niemals größer ſein, als einer die Zugwirkung der Muskeln, welche die Ventilöffnung und Form beſtimmen, und genau ums Doppelte überſteigenden Kraft entſpricht; jedes Plus von Zugkraft würde die Form des Ventiles ändern. Nun iſt aber die abſolute Kraftgröße der Thyreoarytaenoidei, Cricothyreoidei und Cricoarytaenoidei laterales zuſammen ganz gewiß mehr als das Doppelte beträchtlicher, als die der Cricoarytaenoidei postici und des Arytaenoideus transversus.

Wir reihen an dieſes zunächſt einige Bemerkungen über:

E. Mechaniſche Vorgänge bei der Stimmbandſchwingung,

inſofern wir unterſuchen, wie durch die beſchriebenen Apparate überhaupt die Stimmbandſchwingungen begünſtigt oder gehemmt werden können, was theilweiſe mit dem Mechanismus der »Stimmregiſter« ſpäter in näheren Zuſammenhang zu bringen ſein wird; zugleich ſoll dieſer Abſchnitt die ſeiner Ueberſchrift gemäßen Reſultate aus den bisher angeſtellten Beobachtungen und Betrachtungen zum Inhalt haben, wobei ich, um möglich kurz ſein zu können, die einzelnen Theile als Aphorismen und zwar in der Reihenfolge der Seiten, auf welchen die dazu nöthigen Beobachtungen verzeichnet ſind, folgen laſſe.

a) Nutzen der phyſikaliſchen Eigenſchaften des Ligament. cricothyreoid. und thyreoarytaen. (Cf. S. 518 ff.)

Von den phyſikaliſchen Eigenſchaften dieſer beiden Bänder iſt ihr Feſtigkeits- und Elaſticitätsmodulus das, was hier in Betracht kommt. Wenn wir

Digitized by Google

einen Körper gerade dazu bestimmt sehen, einem gewissen Impuls gegenüber in Schwingungen zu gerathen und zwar in solche, welche für unser Ohr Töne erzeugen sollen, so ist der Nutzen der Elasticität solcher Gebilde überhaupt leicht einzusehen; allein auch die bestimmte gerade an den Stimmbändern beobachtete Art der Elasticität läßt sich als ihren Aufgaben entsprechend erkennen. Der geringe Elasticitätsmodulus für die ersten Grade der Dehnung macht es möglich, daß die Muskelkräfte mit großer Leichtigkeit und ohne allen Verzug den in einem gewissen Falle geforderten Grad der Spannung herbeiführen; der hohe Elasticitätsmodulus für die stärkeren und stärksten Dehnungen schützt das Band vor übermäßiger Ausdehnung, welche eine bleibende Verlängerung herbeiführen könnte, in Folge dessen eine Art Verstimmung des Instrumentes auf längere oder kürzere Zeit und in höherem oder geringerem Grade eintreten müßte. Für die Erzeugung bestimmter Schwingungsmengen hat jedoch das Eine wie das Andere auch seine Nachtheile, welche, corrigirbar für den Willen dessen, welcher an sich die Schwingungen erzeugt, gegenüber den rein physikalischen Vortheilen eben dem Willen und der Uebung zu vermeiden, überlassen geblieben ist. Für geringe Schwingungsmengen hat der kleine Elasticitätsmodulus bei den für jene erforderlichen schwachen Dehnungen die Gefahr, daß durch Muskelcontraction am Kehlkopf oder durch die Windstärke ein mehr als erforderlicher Grad der Dehnung, und somit eine größere als die beabsichtigte Schwingungsmenge hervorgerufen wird. Für große Schwingungsmengen liegt in dem die beträchtlicheren Dehnungen begleitenden höheren Elasticitätsmodulus eine Gefahr, in der mit dem starken Zuge verbundenen Ermüdung der Muskeln: ein Grund, weshalb weniger geübte Sänger gewöhnlich im Verlaufe des Singens mit der Stimme etwas sinken. Beide Fehlerquellen compensiren sich jedoch in etwas dadurch, daß sie convergiren, d. h. die größeren Schwingungsmengen verringern, die kleineren vergrößern, somit also gerade im Bereiche der mittleren, am häufigsten geforderten, sich aufheben.

Die Raschheit, mit welcher der Elasticitätsmodulus bei den Stimmbändern wächst (S. 522), wird gefordert durch die im Verhältniß zu den Längenunterschieden des ganzen Stimmbandes (100 : 129) beträchtlich großen Differenzen der Schwingungsmengen, welche dasselbe innerhalb eines Stimmumfanges nöthig hat (Tenor z. B. 100 : 400). Der Elasticitätsmodulus ist ja nichts Anderes, als eine zur Vergleichung der Nachgiebigkeit brauchbare Zahl; und es ist klar, daß, wenn die Nachgiebigkeit nicht so rasch abnähme, auch die Schwingungszahl mit der verhältnißmäßig so geringen Verlängerung nicht so schnell wachsen könnte, indem jeder Impuls eine von der Länge und Cohärenz des Bandes abhängige Elongation erzeugt, deren extreme Werthe um so weiter aus einander treten, je größerer Differenzen jene einzeln oder zusammen fähig sind.

Vergleicht man damit das Ligamentum cricothyreoideum, so verlangt dieses aus verschiedenen Gründen elastische Fasern. Es soll dieses Band die Stellung und Entfernung des Schildknorpels gegenüber dem Ringknorpel sichern, und zwar bei den verschiedenen Größen dieser Entfernung gleich gut. Weil die Entfernung wechselt, ist kein unausdehnsames Band brauchbar, und weil hinter einer größeren Entfernung plötzlich eine geringere oft wiederkehrt, ist kein bloß ausdehnbares Band verwendbar, sondern eben nur ein elastisches. Weil die verschiedenen Entfernungen nur innerhalb kleiner Grenzen schwanken und die absoluten Größen derselben (7,8 — 11,3 Millimeter) unbedeutend sind, kann von vornherein ein höherer Elasticitätsmodulus in Anwen-

Digitized by Google

dung kommen, und es bleibt sich derselbe, obwohl die ganze Ausdehnung 44% der ursprünglichen Länge beträgt, bei den verschiedenen Graden der Dehnung mehr gleich, weil dieses bei der Aufgabe dieses Bandes gefordert wird. Der Bewegungsumfang des Gießbeckenknorpels ist nicht groß; von ihm hängt aber der Grad der Stimmbandspannung durch Zug nach rückwärts ab. Wäre der Elasticitätsmodulus für das Ligamentum cricothyreoideum eben so groß wie für das Stimmband bei den ersten Graden der Ausdehnung, so würde für 1 □ Millimeter Querschnitt des letzteren so viel von der spannenden Kraft verloren gehen, als 1 □ Millimeter Querschnitt des anderen Bandes dem Zuge nachgäbe, und die spannenden Muskeln könnten sich schon bis zum Minimum verkürzt haben, lange ehe das Maximum der Stimmbandverlängerung erreicht wäre. Ist der Elasticitätsmodulus für das Ligam. cricothyr. von Anfang an aber viel größer, so wird durch dieselbe Muskelverkürzung die Spannung eines □ Millimeters Querschnitt des Stimmbandes um so viel verstärkt als der Elasticitätsmodulus jenes Bandes größer ist als der dieses.

Bei den stärkeren Dehnungen des Stimmbandes kehrt sich das Verhältniß um, indem in diesen Fällen die Ausdehnbarkeit für 1 □ Millimeter des Ligamentum cricothyreoideum um 0,5 größer wird als die des Stimmbandes. Dadurch würde, wenn die vorwärts ziehenden Muskelkräfte als 0 wirkend vorausgesetzt werden, die Spannung der Stimmbänder nicht in dem Verhältniß der (nach rückwärts ziehenden) Muskelverkürzung zunehmen, sondern ein Theil der Muskelkraft würde dazu verwendet, das vordere Stimmbandende zu heben.

In dem Bisherigen haben wir uns immer nur ein Quadratmillimeter Querschnitt des einen Bandes einem Quadratmillimeter Querschnitt des anderen Bandes entgegenwirkend gedacht. Es kommt nun darauf an, zu sehen, wie sich die wirklichen Querschnitte beider Bänder zu einander verhalten; eine annähernde Berechnung ergab, daß der des Ligamentum cricothyreoideum mehr als doppelt so groß ist, als der beider Stimmbänder zusammen, was aus der an dem Bande weiter noch in Betracht kommenden Zugkraft der Schilddrüse und der, wie wir früher gesehen haben, immer in einem gewissen Grad gespannt bleibenden Luftröhre erklärlich wird. Wenn nun das Ligam. cricothyreoideum jenen Kräften vollkommen Widerstand zu leisten unfähig wäre, so würde durch diese das ganze System des Ringknorpels um den Drehpunkt des kleinen Schildknorpelhornes gedreht werden müssen, in Folge dessen die Gießbeckenknorpel und die hinteren Stimmbandenden den vorderen Stimmbandenden genähert und die Stimmbänder dadurch schlaffer würden, oder es würde, wenn das Band nicht noch einen Ueberschuß von Resistenz besäße, der an den Stimmbändern nach rückwärts wirkende Zug, statt das Stimmband zu spannen, wiederum das Ringknorpelsystem um jenen Punkt drehen und die Stimmbandenden, statt entfernen, nähern. Es wird also immer, wenn auch die absolute Dehnbarkeit des Ligamentum cricothyreoideum größer wird als die des Stimmbandes, die relative jenes (also die wirkliche Dehnung) weit hinter der des Stimmbandes zurückbleiben.

Der Nutzen des hohen Festigkeitsmodulus beider Bänder leuchtet von selbst ein, wenn man die Gewichte in Betracht zieht, welche zu verschiedenen Zeiten theils als passive Massen, theils als thätige Muskelkräfte auf sie wirken, und wenn auch sein Werth viel zu groß ist, als daß er während des Lebens je überschritten werden könnte, so wird durch ihn eben vor Allem das

Digitized by Google

erreicht, daß in nicht unbeträchtlichen Breiten die Elasticität noch eine sehr vollkommene bleiben kann. Denn es ist klar, daß ein Körper um so länger seinen inneren Zustand behaupten kann, je größere Kräfte, ihn zu ändern, verlangt werden, daß also, wenn erst sehr bedeutende Gewichte eine Trennung herbeiführen können, auch zur Entfernung der Theile von einander, welche zunächst bloß eine bleibende Verlängerung der ursprünglichen Dimension nach sich zöge, schon größere Zugkräfte nöthig werden.

b) Mechanische Vortheile des Cricoarytänoidal-Gelenkes. (Cf. S. 557 und 561 ff.).

Wir wollen hier weniger die Freiheit als die Beschränkung der Beweglichkeit dieses Gelenkes berücksichtigen, und da diese nicht sowohl von der Form der Knorpelflächen als der Natur des Kapselbandes abhängig ist, dieses zunächst in Betracht ziehen. Was an ihm auffällt, ist die große Festigkeit seiner hinteren Portion und die leichte Zerstörbarkeit seiner vorderen. Jene ist durch verschiedene Verhältnisse gefordert. Jeder Zug an dem Stimmbande nach vorwärts sucht das an die Cartilago arytaenoidea geheftete hintere Ende desselben dem Schildknorpel zu nähern. Diese Näherung kann, wenn sie und so lange sie möglich ist, das Stimmband verkürzen und zugleich abspannen; nun sehen wir aber, daß nicht jede Verkürzung mit einer Abspannung des ganzen Stimmbandkörpers verbunden sein muß, vielmehr kann eine Verkürzung mit sehr großer Spannung Hand in Hand gehen; dies ist jedoch nur dann möglich, wenn jene Näherung beider Knorpel ihr Ende bereits erreicht hat. Damit nun alle Muskelkraft zur Spannung des Stimmbandes verwendet werden könne, muß dessen hinteres Ende fixirt sein, was nur dann der Fall sein kann, wenn jede weitere Näherung durch vollkommene Unnachgiebigkeit der hinteren Kapselportion aufgehoben ist. Jedoch auch diese Portion sehen wir nicht ganz frei von elastischen Fasern. Diese können keinen anderen Zweck haben, als dem ganzen Gewebe einen derartigen Grad von Elasticität zu geben, daß es durch den häufigen Zug keine bleibende Verlängerung erfahre. Wir sehen somit diese Portion mit einer sehr großen, das Stimmband mit einer sehr vollkommenen aber geringen Elasticität (wenigstens für die mäßigeren Grade der Spannung) ausgerüstet, so daß auch hier die beabsichtigten Wirkungen der Zugkräfte auf das Stimmband vorwiegend beschränkt und die nachtheiligen allzu starker möglichst verhütet sind.

Was die vordere schwache Portion des Kapselbandes anbetrifft, so ist diese nicht aus dem Grunde angelegt, weil überhaupt kein Zug rückwärts wirkte, oder weil der Rückwärtsbewegung keine Schranke gesetzt werden sollte, sondern aus anderen Gründen. Daß ein Zug nach rückwärts sehr häufig wirkt, kann nicht in in Abrede gestellt werden. Dieser Zug wird behufs gewisser Spannungsgrade des Stimmbandes veranstaltet, muß aber dann seine Wirksamkeit in Beziehung auf die Bewegung des Gießbeckenknorpels einbüßen, sobald die Muskelkraft keine weitere Ausdehnung des Stimmbandes mehr bewirken kann. Als Bewegung verhindernde Masse ist das Kapselband an dieser Stelle überhaupt nicht nöthig; denn jene hemmt für sich das Stimmband hinlänglich.

Die Kapsel ist nach vorn, außer anderer hier nicht zu erwähnender Zwecke wegen, gewissen mechanischen Verhältnissen zu Liebe geschlossen und zwar durch ein vorwiegend elastisches Gewebe. Bekanntlich inserirt sich das Stimmband in der Mitte des vorderen Randes der Cartilago arytaenoidea; somit geht die vordere Spitze des Knorpels noch ein Stückchen unter dem

Digitized by Google

Stimmbandende vor, und bei vielen Stellungen des Gießbeckenknorpels liegt sie der Unterfläche des Stimmbandes an. Es würde nun, wenn das Kapselband nach vorn nicht den bedeutenden Grad von Elasticität hätte, als ein unverrückbarer Steg wirken und in dem Stimmbande einen unvermeidlichen Schwingungsknoten bilden, der in vielen Fällen nicht vorhanden sein soll. Dadurch aber, daß das Kapselband an dieser Stelle die Elasticität des Stimmbandes theilt, participirt es an den Schwingungen dieses und hemmt dessen Vibrationen an keiner Stelle und überträgt diese um so sicherer dem ganzen Band- und Knorpelsystem des Kehlkopfes.

Hiemit hängt zugleich das zusammen, was oben über die Form beider Gelenkflächen erwähnt worden ist (S. 560), nämlich daß sie sich in der Mehrzahl der Fälle nur mit wenigen Punkten berühren, in Folge dessen also immer ein größerer Theil der ganzen Knorpelmasse, in vielen Fällen der ganze Knorpel, sich den Schwingungen des an ihn befestigten Stimmbandes accommodiren kann.

Wie für gewisse Fälle die Entstehung von Schwingungsknoten gegen das Ende des Stimmbandes hin auf diese Weise vermieden werden kann, so kann die Elasticität der vorderen Kapselportion in anderen Fällen eine derartige Knotenbildung herbeiführen, indem die obere Gelenkfläche nicht stramm an die untere angedrückt wird, sondern sich nach hinten aufbäumen und von unten das Stimmband leiser oder stärker berühren kann, woraus die bekannten freiwilligen Abtheilungen schwingender Massen auch hier wenn auch mit gewissen Modificationen entstehen können, wie sie an einer Saite durch leises Berühren mit dem Finger hervorgerufen werden.

c) Von der wahren Weite der Stimmritze *während* der Stimmbandschwingung.
(Cf. S. 566.)

Es ist bekannt, daß sehr hohe Töne am leichtesten bei sehr engem Spaltraum zwischen den vibrirenden Bändern ansprechen. Ja, das Ansprechen der Töne überhaupt scheint bei den Zungen eine gewisse Grenze der Entfernung beider von einander zu verlangen. In jedem Falle wird bei dem Maximum der Weite, ja selbst bei etwas mehr als mittlerer Weite der Stimmritze, das Ansprechen so gut wie unmöglich sein. Unter dieser Voraussetzung erachtete man eine Vorrichtung im Kehlkopfe nothwendig, durch welche der verengten Passage durch die Stimmritze gegenüber der Luft beim Singen ein Nebenweg durch die sogenannte Athmungsritze eröffnet werden müsse. Mit welchem Recht, ist oben bereits besprochen worden.

Wenn man Kautschukzungen mit sehr engem Spalte auf einem Rohre der Windlade eines Gebläses während ihrer Vibrationen beobachtet, so bemerkt man im Moment des hereinbrechenden Windstromes ein Aufblähen des ganzen Bandes, wenn es nicht zu stramm gespannt war, und eine lippenartige Umbeugung des vibrirenden Randes. Je langsamer die Schwingungen, je weniger also die Bänder gespannt sind, um so deutlicher sieht man das Auf- und Abgehen der Bänder, wobei zugleich bei dem Maximum der Elongation die Zungenränder am weitesten von einander entfernt sind; je schneller die Succession der Schwingungen, um so weniger augenfällig sind diese Erscheinungen. Begreiflicher Weise muß das Entfernen der Zungenränder von einander bis zum Maximum hin *stetig* erreicht werden; je langsamer dies geschieht (bei Schwingungen mit großen Excursionen), um so längere Zeit hindurch muß auch während der Schwingung die Ritze zwischen beiden Bändern größer

Digitized by Google

bleiben als ſie iſt, wenn die Bänder gar nicht ſchwingen. Verbinden wir zwei Punkte in der Mitte der Zungenlänge für den Moment der Ruhe und des Maximums der Elongation durch Linien, ſo erhalten wir ein gleichſchenkliges Dreieck, deſſen Spitze in den urſprünglichen, deſſen Baſis zwiſchen dem bei dem Gipfelpunkte der Schwingung hergeſtellten Spalt zu liegen kommt. Sowohl die Baſis als die Schenkel werden ſich vergrößern in dem Maaße, als die ganze Excurſion größer wird, und die mittlere Größe der Ausſtrömungsöffnung entſpräche dem Mittel des Flächenraumes, welchen die Ritze am Anfang und am Ende einer Excurſion hat. Würde das Letztere bei allen Graden der Spannung gleich ſchnell erreicht, ſo wäre kein Zweifel, daß die mittlere Weite bei längeren Reihen großer Excurſionen jederzeit beträchtlicher ausfallen müſſe als bei denen kleinerer. Nun folgen ſich die Maxima der Excurſionen bei ſtärkeren Spannungen viel ſchneller als bei ſchwächeren, dadurch könnte es kommen, daß für eine längere Reihe von Schwingungen im Mittel die Ausſtrömungsöffnung viel größer für kleine als für große Excurſionen würde, käme nicht noch weiter in Betracht, daß bei allen Schwingungen diejenige Bewegung von der kürzeſten Dauer iſt, welche den ſchwingenden Körper gerade durch die urſprüngliche Gleichgewichtslage führt, während vor jeder Umkehr aus dem Maximum der Excurſion die Bewegung am meiſten retardirt, die zu jener Zeit gewonnene Form ſomit alſo auch am längſten behauptet werden kann. Bei dieſen verwickelten Verhältniſſen, welche den einfacheren Berechnungsmethoden unzugänglich ſind, hat man ſich zunächſt an Beobachtungen zu halten, und da bei den Stimmbändern die Erweiterung der Ritze während der Schwingung nicht gemeſſen werden kann, außerdem nicht bloß die Ausbuchtung des Bandes nach oben, ſondern auch nach außen in Betracht gezogen werden muß, ſo blieb nichts Anderes übrig, als die Zeit zu meſſen, welche erſtens verſtreicht, bis ein beſtimmtes Quantum Luft aus der urſprünglichen und unveränderlichen Ritze entwichen, und zweitens bis daſſelbe Luftquantum bei derſelben urſprünglichen, aber während des Schwingens veränderlichen Ritze ausgeſtrömt war. Zu dem Zwecke wurde folgendermaßen experimentirt: Ein doppeltzügiger winddicht ſchließender Blaſebalg wurde vollkommen mit Luft gefüllt; durch ein Hebelwerk war die Windſtärke von Anfang bis zu Ende der Entleerung auf gleicher Höhe erhalten. Der Wind ſtrömte in eine Windlade und von da in ein kurzes Rohr, auf deſſen oberem Ende zwei Kautſchukzungen befeſtigt waren, welche einen Spalt von circa 1 Millimeter zwiſchen ſich hatten. Mit einem Chronometer wurde zuerſt die Zeit beſtimmt, welche zur vollkommenen Entleerung des Balges während des Tönens der Bänder nothwendig war; nachdem dieſe durch mehrfach hinter einander wiederholte Verſuche feſtgeſtellt war, wurden vorſichtig auf die Zungen zwei Glasſtreifen aufgepreßt, deren Entfernung jetzt genau ſo groß war als die urſprüngliche der Zungen. Der aufs Neue vollkommen gefüllte Balg wurde nun durch dieſe conſtant bleibende Ritze entleert und die Zeit, alſo die Verzögerung des Ausſtrömens in dieſem Falle gegenüber dem erſten beſtimmt.

Digitized by Google

Ton.	Zeitdauer des Ausströmens der Luft während der Vibration.	Zeitdauer des Ausströmens bei constanter Weite der Ritze.	Verhältniß beider Werthe.	Größe der Verzögerung durch das Verhindern der Schwingung.
c	24 Secunden.	32 Secunden.	1 : 1,33	0,75
$\overline{c}$	28 »	34 »	1 : 1,21	0,82
$\overline{\overline{c}}$	29 »	35 »	1 : 1,20	0,83

Nach diesen Versuchen wächst die Verzögerung mit der Höhe des Tones und umgekehrt die Beschleunigung des Ausströmens mit der Tiefe des Tones, wie uns schon bei den allgemeinen Betrachtungen der Schwingungen wahrscheinlich geworden; allein es kommt noch ein weiterer Umstand bei schwingenden Membranen hinzu, welchen wir vorhin nicht berührt haben. Eine in der Mitte gezerrte Saite kehrt, so lange sie schwingt, immer wieder von Zeit zu Zeit in ihre ursprüngliche Gleichgewichtslage zurück, kommt also mit allen ihren Theilen für Momente genau wieder zu den Punkten zurück, von denen sie durch den anfänglichen Zug und dann durch die beschleunigte Geschwindigkeit ihrer Bewegung während der Schwingungen zeitweise entfernt worden. Versetzen wir dagegen eine membranöse Zunge durch einen starken Luftstrom in Schwingungen, so erreicht die Membran, so lange sie schwingend tönt, nicht mehr ihre ursprüngliche Gleichgewichtslage, weil der continuirlich andrängende Luftstrom sie daran verhindert; streng genommen muß dies bei allen Spannungsgraden der einseitig angeblasenen Zunge stattfinden, die Thatsache wird aber um so auffallender, je geringer die Spannungsgrade sind, so daß man bei sehr kräftigem Luftstrom und sehr tiefe Töne gebenden einfachen Kautschukzungen eine feine Nadel auf der ursprünglichen Ebene des Bandes unter den Zungenrand hinschieben kann, ohne daß sich der Ton im Geringsten verändert, ohne daß also ein Schwingungsknoten entsteht, welcher entstehen müßte, wenn die Zunge bei ihren Schwingungen in jene ursprüngliche Ebene zurückkehrte und dabei an die untergeschobene Nadel anstieße. Da die Größe der Entfernung, in welcher im Mittel die Zunge von ihrer ursprünglichen Ebene bleibt, von der Spannung des Bandes und der Windstärke zugleich abhängt, so sieht man die wahre mittlere Weite der Stimmritze während der Stimmbandschwingungen von so vielen und variablen Factoren abhängig, daß man, wenn man nicht vollständig in die höhere Analysis eingeweiht ist, zunächst die hier in Betracht kommenden Fragen annähernd auf dem Wege des Experimentes zu lösen sich begnügen muß. Leider mußte ich aus Mangel an Zeit vorläufig auch hierauf verzichten, indem, wie man leicht einsieht, eine außerordentlich umfangreiche Versuchsreihe zur Erledigung dieser Frage nothwendig ist. Es möge daher genügen, auf die Zahl der Factoren aufmerksam gemacht zu haben.

d) Nutzen der Neigung der Stimmbandebene. (Cf. S. 568 ff.)

Man kann in zweifachem Sinne von einer Neigung der Stimmbänder sprechen; nämlich erstens von ihrer Neigung gegen den Horizont und dann von ihrer Neigung gegen einander. Wenn man, wie oben gezeigt worden,

Digitized by Google

die Stimmbandneigung gegen den Horizont mit der Stellung der Kehlkopftheile gegen einander nicht unbeträchtlich schwanken sieht, in dieser Beziehung ferner manchfache individuelle Verschiedenheiten zu beobachten Gelegenheit hat, die schiefe Neigung der Stimmbänder gegen einander in allen Fällen vorwiegend ist, so ist die erste Frage die, welchen Einfluß hat die Stellung membranöser Zungen gegen einen senkrecht aufsteigenden Luftstrom auf die Schwingungen derselben?

Da vermuthet wurde, es möchte die verschiedene Neigung gegen den Horizont nur geringe Unterschiede in den Resultaten erzeugen, die genau gleiche Spannung und das genau gleiche Material aber im einen wie im anderen Fall schwer zu treffen gewesen wäre, so mußte man auf Mittel denken, dieselben Membranen, deren Spannung ein für allemal für eine Versuchsreihe unwandelbar hergestellt worden, unter verschiedenen Winkeln von dem senkrecht aus der Windlade hervorströmenden Wind treffen zu lassen. Zu dem Zwecke wurde ein ganz schmaler, auf der Innenfläche gegen den unteren Rand sehr zugeschärfter Ring mit zwei Zungen von gut vulkanisirtem Kautschuk überbunden, deren Ton, auf dem Monochord bestimmt, $\overline{d}$ war. Dem Gebläse unseres physiologischen Cabinets habe ich eine solche Vorrichtung gegeben, daß die Windstärke bis zur vollkommenen Entleerung der Bälge (wozu eine Zeit von 25—35 Secunden bei einer Ritze zwischen den Zungen von circa 1 □Centimeter Flächenraum nöthig ist), ganz allmälig zunimmt. In die Windlade dieses Gebläses wurde eine ½″ lange Holzröhre senkrecht eingesetzt, welche ein sehr kurzes Ansatzstück von einer 1,5 Millimeter Wandstärke haltenden Kautschukröhre als Fortsetzung hatte; auf diese konnte dann zu oberst der Ring mit den membranösen Zungen aufgesetzt und in verschiedenen Winkeln gegen den Horizont geneigt werden.

Nachdem die Bälge ganz aufgezogen waren, wurde der Manometer der Windlade von mir und meinem Assistenten gleichzeitig beobachtet, und zwar von jedem ein Schenkel des Manometers, und der Stand der Wassersäule bemerkt in dem Moment, in welchem der Ton der Zungen eben zum Vorschein kam.

Um nun den Einfluß der verschiedenen Stellung der Zungen gegen einander zu ermitteln, wurden im Gegensatz zu der ersten Anordnung, bei welcher beide in derselben Horizontalebene gelagert waren, zwei Membranen von gleicher Länge wie das erste Paar auf einer von zwei Seiten zugeschärften Röhre so befestigt, daß sie dachartig gegen einander geneigt, nur an ihrem freien Ende einen ganz schmalen Ritz von derselben Größe wie im ersten Falle frei ließen, und so lange gespannt, bis sie genau denselben Ton gaben wie das erste Zungenpaar, was dadurch ermittelt wurde, daß beide Paare von Bändern, wenn sie gleichzeitig von dem Gebläse angesprochen wurden, nur noch ganz geringe Grade von Schwebung vernehmen ließen. Die Resultate der Versuche waren folgende:

Digitized by Google

Der Luftstrom trifft.	A. senkrecht auf die in derselben Horizontalebene gelegenen Zungen.	B. unter einem Winkel von 27° die in derselben Horizontalebene gelegenen Zungen.	C. die unter einem Winkel von 50° gegen einander geneigten Zungen.
Wasserdruck in Centimetern an dem Manometer des Gebläses in dem ersten Moment des Auftretens des Tones beobachtet.	6,10	5,75	3,0
	6,08	5,75	3,0
	6,10	5,8	2,95
	6,10	5,75	3,05
	6,09	5,75	3,0
	6,10	5,75	3,0
	6,10	5,8	3,0
	5,98	5,78	3,0
	6,10	5,75	3,0
	6,10	5,78	3,05

Stellen wir hiebei die Differenzen der bei weitem am öftesten beobachteten Druckwerthe zusammen, so erhalten wir für die Lagerung der Zungen in gleicher Horizontalebene eine Differenz von 3,5 Millimeter zu Gunsten der gegen den Horizont geneigten Ebene und eine Differenz von 31 Millimeter Wasserdruck zu Gunsten der schiefen Stellung der Zungen gegen einander. Die erste Differenz ist zwar nicht groß, allein zu constant, als daß sie ganz vernachlässigt werden dürfte, die zweite viel beträchtlichere ist leicht erklärlich; denn hier wird der ganze Luftstrom, gegen den Zungenrand hin concentrirt, viel eher die Zungenränder und von da aus die ganze Zunge in Vibrationen zu versetzen im Stande sein, als bei der ersten Lagerung, bei welcher ein großer Theil der Kraft dadurch verloren geht, daß sie auf eine bei Weitem größere Summe von Punkten, nämlich die ganze Zungenfläche gleichzeitig zu wirken hat, während sie dort gleich von Anfang an auf den Zungenrand concentrirt wird.

Suchen wir die Nutzanwendung dieser Ergebnisse auf die Verhältnisse im Kehlkopf zu machen, so müssen wir auf die oben mitgetheilten Messungen verweisen. Mit den Graden der Spannung nahm dort die Größe des Neigungswinkels der Stimmbandebene zu. Mit dem Grade der Spannung wächst der Widerstand, welchen das Band dem Windstrome entgegensetzt, und es ist jetzt begreiflich, warum die Neigung hiebei vergrößert wird; denn es reicht dann eine geringere Pression schon aus, die Stimmbänder zur Ansprache zu bringen, als dies sonst der Fall wäre. Ebenso steht hiemit im Einklang, was über das Verhältniß der ursprünglichen Stimmbandlänge zu den Differenzen der Neigungen beobachtet wurde. Die absolute und stärkste Verlängerung des Stimmbandes, mag es im erschlafften Zustande lang oder kurz sein, beträgt in der bei Weitem größten Menge der Fälle zwischen 4 und 5 Millimeter bei dem Erwachsenen; kürzere Bänder werden also relativ stärker ausgedehnt als lange. Je stärker die absolute Dehnung, um so schwieriger wird es sein, sie anzusprechen, um so nothwendiger eine Nachhülfe durch vergrößerte Neigung, wie wir sie auch in solchen Fällen gefunden haben.

Daß wir bei den Männern mit im Durchschnitt längeren Stimmbändern eine stärkere Neigung der erschlafften Stimmbänder gefunden haben als bei den Frauen, mag von den durch die Textur bedingten Elasticitätsverhältnissen und den darin begründeten Unterschieden in den Widerstandsgrößen abhängig sein, weiter aber auch von der bei den Frauen meistentheils größeren Neigung

Digitized by Google

der Stimmbänder gegen einander, welche die Ansprache der Töne so sehr erleichtert, ein Umstand, der selbst wieder von dem geringeren Querdurchmesser des Kehlkopfes abhängig ist.

Ist überhaupt die Neigung der Stimmbandebene als Compensation gewisser Widerstände zu betrachten, welche sich dem Luftstrom entgegenstemmen, so ist es erklärlich, weshalb ihre Größe bei den verschiedenen Individuen so schwankt, und warum sich keine bestimmte Gesetzmäßigkeit derselben im Verhältniß zu Alter und Geschlecht bisher hat finden lassen. Denn bei dem Einen kann ein gewisser Widerstand leicht, bei dem Anderen schwer überwunden werden, je nach der Größe der Pression, welche er auf seine Exspirationsluft wirken lassen kann, also je nach der Energie seiner Respiration. Zweitens kann derselbe Widerstand auf mehrfache Weise compensirt werden, nämlich durch die Neigung der Stimmbandebene gegen den Horizont und die der Stimmbänder gegen einander, wenn wir die Differenzen der Luftröhrenlänge und Enge gar nicht in Betracht ziehen wollen.

Alle diese Dinge müßten gleichzeitig bei den verschiedensten Individuen, deren Stimmumfang und Stärke vorher genau ermittelt worden wäre, in Erwägung gezogen worden sein, ehe man eine vollständige Einsicht in diese verwickelten Verhältnisse erlangen könnte.

e) Von der Richtung des spannenden Zuges am Stimmband des Lebenden. (Cf. S. 574 ff.)

In unseren früheren Betrachtungen haben wir die Art und Weise, wie durch die Muskelvertheilung die Spannung der Stimmbänder zu Stande kommen möge, an dem isolirten Kehlkopf betrachtet, wobei wir die Verhältnisse, welche beim Lebenden maaßgebend sind, theilweise vernachlässigt haben. In vielen Punkten ist es gleichgültig, ob man dies thut oder nicht, in einzelnen dagegen nicht. Hier sollen nur die letzteren hervorgehoben werden, welche sich hauptsächlich auf die Wirkung des M. cricothyreoideus beziehen. Mit Recht wird dieser Muskel als ein Spannmuskel für die Stimmbänder betrachtet, aber mit Unrecht behauptet man von ihm: er spanne dadurch, daß er den Schildknorpel gegen den Ringknorpel herabziehe. Zu dieser Anschauung konnte man wohl bei Betrachtung des auf dem Secirtisch liegenden ausgeschnittenen Kehlkopfes kommen, wo der Schildknorpel beweglicher erscheint als der Ringknorpel, nicht aber, wenn man die möglichen Bewegungen an dem zwischen seinen Hebe- und Senkmuskeln aufgehängten Kehlkopf in Betracht zieht.

Die an dem Kehlkopf sich inserirenden Hebemuskeln sind alle an der Cartilago thyreoidea, die an ihm sich inserirenden Herabzieher ebenfalls ohne Ausnahme an der Cartilago thyreoidea befestigt. Keiner von ihnen befestigt sich an der Cartilago cricoidea. Unter allen Umständen also bildet die Cartilago thyreoidea den fixen Punkt für den Angriff des Musculus cricothyreoideus. Denn gesetzt auch, die Hebemuskeln erschlafften, so kann dies nur eine gewisse und nur kurze Zeit dauern, eben nur so lange als die Herabbewegung dauert. In dem Moment, in welchem diese sistirt ist, müssen die Hebemuskeln im Zustand der Spannung, entweder contrahirt oder gedehnt, im Verein mit den Herabziehern das Sistiren der Bewegung eben durch Fixiren des Kehlkopfes, d. h. der Cartilago thyreoidea bewerkstelligen. Denkt man sich nun während des Herabziehens des Kehlkopfes den M. cricothyreoideus thätig, so wird er im besten Fall nur jene herabziehende Bewegung beschleunigen, und die Neigungslinie der vorderen Schildknorpelkante etwas verändern. Nun weiß man aber, daß nicht bei tiefstem Stand, son-

Digitized by Google

dern gerade beim höheren und höchsten Stand des Kehlkopfes, also bei voller Thätigkeit der Hebemuskeln die größten Grade der Spannung gefordert werden. Hiebei ist also die Cartilago thyreoidea durch vorwaltenden Zug nach aufwärts fixirt, und nun kann der Musculus cricothyreoideus bei seiner Contraction unmöglich die Cartilago thyreoidea herabziehen, zumal auch die Hebemuskeln sich großentheils vor dem Drehpunkt des kleinen Hornes inseriren; demgemäß bewegt dieser Muskel also nicht die Cart. thyreoidea herab, sondern den oberen Rand des Ringknorpels aufwärts. Dadurch wird aber der obere Rand der Ringknorpelplatte mit dem hinteren Rande der Gießbeckenknorpel nach rück- und abwärts bewegt; denn der Ringknorpel muß als ein zweiarmiger Hebel aufgefaßt werden, dessen Drehpunkt am unteren Ende der Einlenkung des kleinen Schildknorpelhornes, dessen längerer Arm nach vorn, und dessen kürzerer Arm nach hinten gelegen ist. Schon dieses hätte darauf lenken sollen, die Wirkung des Muskels in dem eben entwickelten Sinne aufzufassen, noch mehr aber die Art und Weise, wie seine Fasern zwischen den gegen einander zu bewegenden Theilen verlaufen. Käme es auf ein Herabbewegen der Cart. thyreoidea gegen die Cart. cricoidea an, so hätten die Fasern viel wirksamer und ohne mehr Platz einzunehmen oder an einem Orte zu liegen, an welchem nothwendigere Theile anzubringen waren, von der Außenfläche und dem vorspringenden Winkel senkrecht herab auf die Außenfläche der Cricoidea herübergespannt werden können. So aber sehen wir einen großen Theil der Fasern sich von der Außenfläche der Cricoidea auf die Innenfläche der Thyreoidea begeben, was also bei fixirtem Schildknorpel und Contraction des Muskels nothwendig die Ebene der Außenfläche der Cricoidea der Ebene der Innenfläche der Thyreoidea näher bringt, wodurch der Ringknorpel um die Dicke des Schildknorpels nach hinten gezogen werden muß. Um den Ausschlag der Bewegung, welche durch die Contraction des M. cricothyreoideus herbeigeführt wird, zu messen, habe ich folgendes Verfahren eingeschlagen:

Zwei Paare von starken Angelhaken werden auf jeder Seite des Schildknorpels in dessen Substanz an denjenigen Stellen eingehakt, an welchen sich Heber und Senker des Kehlkopfs inseriren; je ein Paar auf jeder Seite wird durch Schnüre nach oben gegen den einen Arm eines Stativs, und je ein Paar auf jeder Seite durch Schnüre nach abwärts gegen den anderen Arm desselben Stativs spannend gezogen, bis der Kehlkopf mit der hinteren Wandfläche seiner Cricoidea senkrecht zwischen beiden Schnurpaaren fixirt ist. Durch den vorderen Flächenwinkel des Schildknorpels ist genau an der Befestigungsstelle der Stimmbänder eine Nadel durchgestochen, deren Spitze außen etwas vorsteht. Nun wird von der einen Hälfte der Cartilago thyreoidea so viel mit dem Messer weggenommen, als ohne Veränderung der Aufstellung und ohne Verletzung des Musc. cricothyreoideus geschehen kann. Ist Alles so weit vorbereitet, so wird das Präparat am Stativ über einer genau horizontal eingestellten Glasplatte geschoben, und nun an die Austrittsstelle jener durch den Flächenwinkel des Schildknorpels gespießten Nadel die eine jener oben S. 568 bezeichneten Visirnadeln eingestellt, während die zweite Visirnadel genau an dem hinteren Endpunkt des Morgagni'schen Ventrikels eingestellt wird. Nachdem dies geschehen, nimmt man das ganze Präparat mit der Vorsicht weg, daß keine der beiden Visirnadeln verrückt wird, und schiebt an deren äußerste Spitzen die Kanten der senkrecht auf der Horizontalebene stehenden prismatischen Maaßstäbe, liest die Entfernung von jener ꝛc. ab, wie dieses im Früheren beschrieben worden. Nachdem die nothwendigen Maaße

Digitized by Google

ſo gefunden worden, wurde die Cart. cricoidea gegen die Thyreoidea in der Richtung der Zugwirkung des fraglichen Muskels heraufgeſchoben, in ihrer Lage fixirt und aufs Neue alle die Punkte beſtimmt wie das erſte Mal. An dem Kehlkopf eines 25jährigen Jünglings ergaben ſich folgende Maaße:

	A im erſchlafften Zuſtand der Stimmbänder.	B im geſpannten Zuſtand der Stimmbänder.
a) Entfernung des vorderen Punktes an der Cart. thyreoidea } von der Horizontalen.	14,05 Centimeter.	14,05 Centimeter.
b) Entfernung des hinteren Stimmbandendes } von der Horizontalen.	14,05 »	14,25 »
c) Entfernung der beiden Punkte von einander in horizontaler Richtung.	22,5 Millimeter.	26,8 Millimeter.
d) Berechnete Entfernung beider Punkte von einander in der Richtung der Stimmbandebene.	22,5 »	26,8745 »
e) Entfernung des Gipfelpunktes der Cartilago arytaenoidea von der Horizontalen.	15,65 Centimeter.	14,17 Centimeter.

Die Entfernung des Punktes der Knorpelaußenfläche, an dem gemeſſen wurde, von dem vorderen Stimmbandende betrug 3 Millimeter. Die Stimmbandlänge war ſomit im erſchlafften Zuſtande 19,5, bei größter Spannung 23,87. Die urſprüngliche Länge verhielt ſich ſomit zur neuen wie 100 : 122,4, eine Verlängerung, wie wir ſie ſchon früher häufig genug beobachtet haben. Somit wurde alſo das hintere Stimmbandende durch die Contraction des M. cricothyreoideus 2 Millimeter aufwärts und 4,3 Millimeter in horizontaler Richtung rückwärts bewegt. In dieſem wie in jedem anderen Falle hängt der Umfang der Bewegung des Ringknorpelſyſtems von folgenden Punkten ab:

1) von der urſprünglichen Entfernung des vorderen, unteren Randes der Cart. thyreoidea, und des vorderen, oberen Randes der Cricoidea; 2) von dem Verhältniß der beiden als Hebelarme zu denkenden Stücke der Cricoidea, deren Drehpunkt an der Einlenkungsſtelle des kleinen Schildknorpelhornes gelegen iſt; 3) von der Höhe der Ringknorpelplatte, dieſe von einer horizontal durch den Drehpunkt des kleinen Hornes gelegten Linie an gerechnet. Geht nun der hintere, obere Rand der Ringknorpelplatte nach abwärts, ſo muß der ſteile nach vorn gerichtete Abfall des Ringknorpels, auf welchem ſich die Gelenkfläche des Gießbeckenknorpels befindet, nach auf- und rückwärts bewegt werden, alſo auch der vordere oder Vocalfortſatz der Cartilago arytaenoidea, wodurch das hintere Stimmbandende erhoben wird. Dieſe Erhebung des hinteren Stimmbandendes iſt ſomit außer von jenen Umſtänden auch noch von dem Winkel abhängig, den die Verlängerung der Gelenkflächenebene mit der Ebene bildet, in welcher die Rückwand der Ringknorpelplatte gelegen iſt, und außerdem von der Entfernung der Gelenkfläche von jener Rückwand in horizontaler Linie. Die Grenze der Erhebung hängt hiebei ebenſo von der allmälig zunehmenden Spannung der hinteren Portion des

Digitized by Google

Kapſelbandes ab (cf. S. 563 ff.), wie die Grenze der Senkung des Vocalfortſatzes der Cartilago arytaenoidea, wenn ich mir die Cricoidea fixirt und die Thyreoidea herabgezogen denke; denn in beiden Fällen äquilibrirt der beſtimmte Grad der Dehnbarkeit dieſes Bandes einen beſtimmten Grad der Dehnbarkeit des Stimmbandes, ſo daß es alſo für die Betrachtung der Stimmbandſpannung durch den Musculus cricothyreoideus und für die Veränderung der Stimmbandneigung gleichgültig bleibt, welche Art der Wirkung jenes Muskels ich mir denke, ob den Schildknorpel herab- oder den Ringknorpel hinaufziehend, und der ganze Unterſchied beſteht darin, daß im einen, nämlich dem erſteren Falle, die Stimmbandebene parallel mit ſich ſelbſt tiefer ſtehend vorgeſtellt wird als im zweiten Falle. Bei der erſten Vorſtellungsweiſe ginge z. B. der untere Rand der Cart. thyreoidea und das vordere Stimmbandende 4 Millimeter in ſenkrechter Richtung herab, und zöge dabei den Vocalfortſatz der Arytaenoidea um 2 Millimeter mit herunter, wobei die Stimmbandverlängerung 22 Proc. betrüge; bei der zweiten Vorſtellungsweiſe beträgt die Verlängerung ebenfalls 22 Proc.; das vordere Stimmbandende bleibt aber an ſeinem Orte, der Vocalfortſatz der Arytaenoidea dagegen geht um 2 Millimeter in die Höhe, dann ſind die ſenkrechten Abſtände dieſer beiden in Gedanken übereinandergelegten Stimmbandebenen überall gleich, folglich beide Ebenen mit einander parallel, und Alles, was wir über die Neigungswinkel dieſer Ebenen gegen den Horizont beobachtet haben, und alle Folgerungen bleiben für beide Fälle im Weſentlichen genau dieſelben.

Iſt ferner die Grenze, bis zu welcher der Vocalfortſatz gehoben werden kann, wenn der Cricothyreoideus ſich contrahirt, 2 Millimeter, ſo bleibt dieſe Grenze auch für den Fall, in welchem ſich der Cricoarytaenoideus allein contrahirt, das mögliche Maximum. Denn jene Grenze hängt nicht von den Muskelkräften, ſondern von dem gegenſeitigen Widerſtand der Bänder ab, woraus erklärlich, daß wir bei unſeren Verſuchen durch Zug nach vorwärts, nach rückwärts oder nach vor- und rückwärts nur die gleiche Verlängerung haben herbeiführen können (S. 575). Die Grade der inneren Spannung dagegen können und müſſen verſchieden ſein, je nachdem die Widerſtandskräfte der Bänder durch Thätigkeiten der Muskeln unterſtützt werden oder nicht, welche zugleich auch beſtimmen, ob jene extremen Grenzen der Verlängerung erreicht werden oder nicht.

Halten wir uns an die letztgewonnenen Zahlen, ſo ſei *A*, Fig. 124, die urſprüngliche Länge des Stimmbandes, α der vordere, β der hintere Endpunkt deſſelben, dieſer letztere wird durch die Thätigkeit des Cricothyreoideus ſo aus ſeiner Lage gebracht, daß er 2 Millimeter aufwärts und 4 Millimeter rückwärts bewegt wird. Es wirkt alſo ein durch die Linie $\beta\gamma$, und ein durch die Linie $\beta\delta$ darſtellbarer Zug auf dieſen Punkt. Daraus reſultirt eine Diagonalwirkung, welche den Punkt β nach ε führt. Zieht man nun die Hypotenuſe $\beta\varepsilon$, ſo iſt dieſe gleich $\sqrt{(\beta\delta)^2 + (\delta\varepsilon)^2} = \sqrt{4^2 + 2^2} = 4{,}47$. Da $\delta\varepsilon$ (Fig. 124 B) ſehr klein iſt, ſo liegt der Unterſchied von $\varepsilon\eta$ und $\beta\varepsilon$ noch innerhalb der Fehlergrenzen

Fig. 124 A.

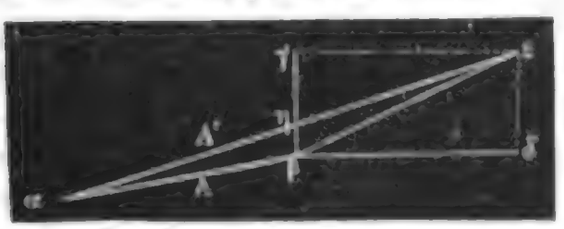


Fig. 124 B.

Digitized by Google

der Beobachtung. Da wir nun bei unſeren Meſſungen (Tabelle S. 575) unter 19 Fällen 13mal die abſolute Verlängerung des Stimmbandes zwiſchen der Zahl 4 und 5 ſchwanken ſehen, ſo ſcheint im Allgemeinen, daß, die urſprüngliche Länge des Stimmbandes mag ſein, welche ſie wolle, dieſes Verhältniß der Rückwärts- zur Aufwärtsbewegung annäherungsweiſe mit den Zahlen 2:4 bei den Erwachſenen ziemlich feſt gehalten werde.

Der M. cricothyreoideus iſt aber nicht allein ein direct bewegender, ſondern auch ein fixirender Muskel, indem er die Cricoidea je nach ſeinem Contractionsgrad in einer beſtimmten Entfernung vom unteren Rand der Thyreoidea hält, was für die ſpannende Wirkung des Cricoarytaenoideus posticus von Wichtigkeit iſt; denn nur dann kann dieſer ſeine volle Kraft entwickeln, wenn der Cricothyreoideus nicht erſchlafft; außerdem würde der hintere Rand der Ringknorpelplatte durch die Thätigkeit jenes Muskels empor und zugleich vorwärts gezogen von dem Augenblicke an, in welchem die Ausdehnbarkeit des Stimmbandes geringer geworden als die an der Vorderfläche des Ringknorpels wirkende Zugkraft. Nämlich ſo: der M. cricothyreoideus ſei bis zu dem Grade contrahirt, daß er den Raum zwiſchen Ring- und Schildknorpel um etwas kleiner mache, als er durch die Länge des Ligamentum cricothyreoideus ſein kann. Der Musc. cricothyreoideus gebe aber von da an jedem auf ihn wirkenden Zug nach. Nun contrahire ſich der M. cricoarytaenoideus. Die Verkürzung ſeiner Faſern wird unter jener Vorausſetzung, unter welcher das Gewicht des längeren Hebelarmes der Cricoidea eben balancirt iſt, unter welcher ferner das Stimmband einen, wenn auch geringen Grad der Spannung beſitzt, ohne allen Widerſtand den kürzeren Hebelarm der Cricoidea emporziehen und der ganze Kraftaufwand ginge durch dieſe nutzloſe Verkürzung des Muskels für die Spannung des Stimmbandes verloren. Nur wenn man ſich das Stimmband noch gar nicht ausgedehnt denkt, wenn es alſo, wie im Früheren gezeigt worden, ſchon durch den geringſten Zug ausgedehnt werden kann, wird eine Verkürzung der Faſern des Cricoarytaenoideus deſſen beide Endpunkte gleichzeitig gegen einander nähernd bewegen, wobei aber doch auf die Verlängerung des Stimmbandes nur der geringſte Theil der Kraft verwendet wird.

Iſt aber die Cricoidea durch eine beſtimmte Contraction des Cricothyreoideus eingeſtellt, ſo iſt die erſte Wirkung des Cricoarytaenoideus eine Zurück- und Aufwärtsführung der Cartilago arytaenoidea auf einer beſtimmt vorgezeichneten Bahn, nämlich dem Gelenkwulſt der Cricoidea. Die Länge dieſer Wegſtrecke beträgt circa 3 Millimeter. Iſt das Ende dieſes Weges erreicht und der Muskel kann ſich noch weiter contrahiren, ſo wird er den Vocalfortſatz der Cart. arytaenoidea auf deren hinterer unterer Kante aufkippen und das hintere Stimmbandende in einem kleinen Bogen (deſſen Radius dem Durchmeſſer der Cart. arytaenoidea von vorn nach hinten entſpricht) aufwärts und rückwärts führen, was im Ganzen nahezu denſelben Werth der Stimmbandverlängerung geben wird, welcher durch die vollſtändige Contraction des M. cricothyreoideus erreicht werden kann, nur muß in dieſem Fall das hintere Stimmbandende mehr gehoben werden, als in jenem, ſo daß ſich alſo, abgeſehen von den früher beſprochenen Einflüſſen dieſer Contractionen auf die Weite der Stimmritze, die Neigung der Stimmbandebene gegen den Horizont verändern muß.

Iſt das Maximum der Contraction des Cricothyreoideus erreicht, ſo wäre eine Kraft des Cricoarytaenoideus von nahe 200 Grammen nöthig, um das Stimmband nun um circa 3 Proc. ſeiner urſprünglichen Länge wei-

Digitized by Google

ter auszudehnen (cf. S. 522). Da er dieselbe aber nicht aufbieten kann, so wird auch keine irgend meßbare weitere Verlängerung durch seine Contraction herbeigeführt werden können, und es wird seine Thätigkeit nur bei den mittleren Graden der Contraction des Cricothyreoideus oder bei dessen vollkommener Unthätigkeit in Anspruch genommen werden können, in welch letzterem Fall die Cricoidea durch die Spannung des Ligamentum (statt des Musculus) cricothyreoideus fixirt ist.

Der wesentliche Unterschied in dem Effect dieser beiden Spannungsarten liegt somit in der Verschiedenheit der Neigung der Stimmbänder, welche um so steiler ist, je mehr der Cricoarytaenoideus gleichzeitig mit dem Cricothyreoideus thätig ist, um so weniger steil, je mehr der erstere allein wirkt.

f. Ueber einige mechanische Effecte der Muskelkräfte am Kehlkopf des Lebenden.

Die Stimmbänder werden nicht durch einfachen mit ihrem Verlauf gleichgerichteten Zug der Muskelkräfte gedehnt, sondern die Muskeln wirken an Hebelarmen, wodurch das Kraftmoment jener um die Hebellängen dieser vergrößert wird. Die Cartilago cricoidea kann nämlich als ein zweiarmiger Hebel betrachtet werden, welcher seinen Drehpunkt an der Anfügungsstelle des kleinen Schildknorpelhornes hat. Denkt man sich den M. cricothyreoideus an dem längeren Hebelarm wirkend, so kann man nicht sein berechenbares absolutes Kraftmaaß direct mit der Länge des zugehörigen Hebelarmes multipliciren, um sein Kraftmoment zu finden, denn vor Allem: es ist der kürzere senkrechte Arm nicht gewichtlos, sondern an ihm hängt ein Gewicht, nämlich das elastisch verkürzte Stimmband. Ist dieses nämlich an der Leiche ganz seinen elastischen Kräften überlassen (also in der scheinbaren Ruhe), so wirkt es mit diesen andauernd gegen seine beiden End- oder Befestigungspunkte, in Folge dessen der Ringknorpelhebel, wenn die Elasticität des Musculus und Ligamentum cricothyreoid. nicht entgegenwirkte, um das Hypomochlion so weit gedreht würde, daß der Vocalfortsatz der Gießbeckenknorpel um eine entsprechende Größe dem vorderen Stimmbandende genähert würde.

Diese elastische Kraft des Stimmbandes läßt sich messen, und in Gewichtswerthen ausdrücken. Ich habe sie an dem Kehlkopf eines Selbstmörders in folgender Weise bestimmt. Auf eine später zu beschreibende Weise wurde der Schildknorpel des Kehlkopfes fixirt, ebenso die Gießbeckenknorpel; der Ringknorpel war ganz frei, das Windrohr in einem ziemlich langen Stück der Luftröhre eingebunden.

In diesem Fall war der Grundton der Stimmbänder + *G* (204,6 Schwingungsmenge). Nun wurde, ohne an der Aufstellung sonst etwas zu verändern, aus dem Schildknorpel mit größter Schonung aller weiteren Gewebe ein Stück des Knorpels, in dessen Mittelpunkt das vordere Stimmbandende befestigt blieb, von der umgebenden Knorpelmasse lospräparirt, und die Knorpelsubstanz rings um jenes Stück in der Breite von einer Linie entfernt, so daß jenes allein von den elastischen Geweben im Inneren des Kehlkopfes gehalten war; diese zogen es sofort in den Kehlkopfraum hinein. Es wurde ein kleiner scharfer Haken in das Knorpelstückchen eingestoßen, eine über eine Rolle laufende Schnur mit einer Wagschale daran befestigt, und die letztere so lange beschwert, bis jener Ton wieder zum Vorschein kam. Dies erforderte eine Belastung von 253 Grammen (das Gewicht der Wagschale mit eingerechnet). Diesem Gewicht entspricht somit die Kraft, welche die Stimmbänder bei vollkommener Ruhe aller Muskeln verhindert, sich entsprechend

Digitized by Google

ihrer Elasticität auf das Minimum zu verkürzen, und rückwärts wieder der Kraft, mit welcher die ihre möglichste Verkürzung anstrebenden Stimmbänder der Muskelkraft des Cricothyreoideus entgegenwirken. Dieses Gewicht giebt natürlich schon das ganze Kraftmoment, d. h. die geradlinigwirkende elastische Zugkraft mal der Länge des kürzeren Hebelarmes der Cartilago cricoidea, mit ihrer vollen durch die Länge des zweiten Armes bestimmten Wirkung auf den vordersten Punkt des letzteren.

Nun erst läßt sich berechnen, welchem in der Richtung des Bandes wirkenden Gewicht ein bestimmtes, im Sinne des Musculus cricothyreoideus wirkendes Gewicht entspricht.

In der schematischen Fig. 125 sei *A* Ringknorpel, *B* Schildknorpel, *dc* das Stimmband, *abc* der Winkelhebel der Cart. cricoidea. Der längere Hebelarm maß bei dem untersuchten Kehlkopf 28 Millimeter, der kürzere Arm, für einen rechtwinkligen Angriff des Stimmbandes berechnet, 14 Millimeter. Die anfängliche Länge des Stimmbandes war 18,0; die größte Länge 24 Millimeter; die procentische Verlängerung betrug sonach circa 33. Um den höchsten Ton zu erzeugen, war ein im Sinne des Musculus cricothyreoideus wirkendes Gewicht von 467 Grammen nothwendig. Verwandeln wir jetzt den Winkelhebel in einen geradlinigen doppelarmigen, so haben wir Fig. 126: $ab = 2bc$; das an *c* hängende Gewicht von 253 Grammen kann balancirt werden durch eine halb mal so großes Gewicht = 126,5 Grammen an dem Hebelarm *ba*. Somit bleiben uns von dem den höchsten Ton ermöglichenden Gewicht, 467 Gramme, 467—126,5 = 340,5 Gramme. Diese 340,5 Gramme am Hebelarm *ab* können balancirt werden durch ein Gewicht von $340{,}5 \times 2 = 681$ Grammen. Somit entspricht also jenes Gewicht von 467 der Wirkung eines mit dem Verlauf der Stimmbänder gleichgerichteten Zuges, welcher den Gewichten 253 + 681 Gramme = 934 Gramme für beide, und $\frac{934}{2} = 467$ Grammen für ein Stimmband gleich kommt.

Fig. 125.

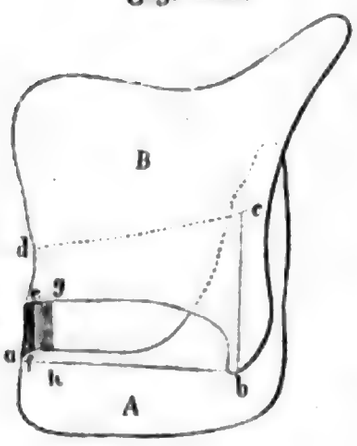


Fig. 126.

Nun haben unsere S. 522 mitgetheilten Bestimmungen ergeben, daß ein Gewicht zwischen 400 und 500 Grammen eine procentische Verlängerung des Stimmbandes von 29—30 herbeiführt. Ein Plus von 10 Proc. Verlängerung würde das Band erst an die Grenze seiner Elasticität hin ausdehnen, so daß also bei dem Singen auch des höchsten Tones diese Grenze nicht durch Ueberspannen, sondern höchstens durch übermäßige Windstärke überschritten werden, und dadurch dasselbe bleibend ausgedehnt werden könnte.

Ueberblicken wir nochmals unser obiges Schema, so zeigt sich, daß jenes der elastischen Kraft des Stimmbandes entsprechende Gewicht von 253, an dem Hebelarm *cba* wirkend, balancirt ist durch die elastische Kraft des Ligamentum cricothyreoideum *ef*; je mehr sich aber der gleichnamige Muskel *gh* contrahirt, um so mehr muß er von dieser balancirenden Wirkung des Ligamentum über sich nehmen, und hat zuletzt diese ganz über sich, wenn er nämlich die Punkte *ef* einander ganz nahe gebracht hat. Daß er dieser Kraft-

Digitized by Google

entwickelung, welche in Gewichten ausgedrückt = 467 + 126,5 = 593,5 Grammen entspricht, fähig ist, habe ich durch vielfache Berechnungen aus dem Kraftmaaß der Muskelsubstanz, der Länge und Richtung der Faserzüge, dem absoluten und specifischen Gewicht erprobt, ohne die gewonnenen Resultate hier mitzutheilen, weil trotz der größten Sorgfalt, welche ich, in der Hoffnung exacte Zahlenwerthe zu bekommen, auf alle nöthigen Messungen verwandte, doch zuletzt einsah, daß sie nicht mehr als approximative Schätzungen werden konnten, weil die Verhältnisse allzu verwickelt sind. Nur so viel läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß die Contractionskraft der Muskeln außerordentlich viel größer ist, als die stärkste Spannung des Stimmbandes erfordert; allein diese scheinbare Verschwendung organischer Kraft führt im Falle der äußersten Contraction doch keine schädliche Wirkung auf das Stimmband herbei; denn dieses ist durch die Stellung der festen Theile gegeneinander und die Elasticitätsverhältnisse der Gelenkbänder davor geschützt. Sind einmal *e* und *f* einander bis zur Berührung genähert, so hört von da an jede Möglichkeit für den Cricothyreoideus auf, durch weitere Contraction eine vermehrte Dehnung des Stimmbandes herbeizuführen, und die Wirkung des Muskels bleibt darauf beschränkt, die Knorpeltheile mit einander in die festeste, stabilste Verbindung zu bringen, welche nur die Sicherheit der bestimmten Tönen entsprechenden Einstellung der beweglichen Knorpeltheile zu Gute kommt.

g. Von den Tönen contrahirter Muskeln.

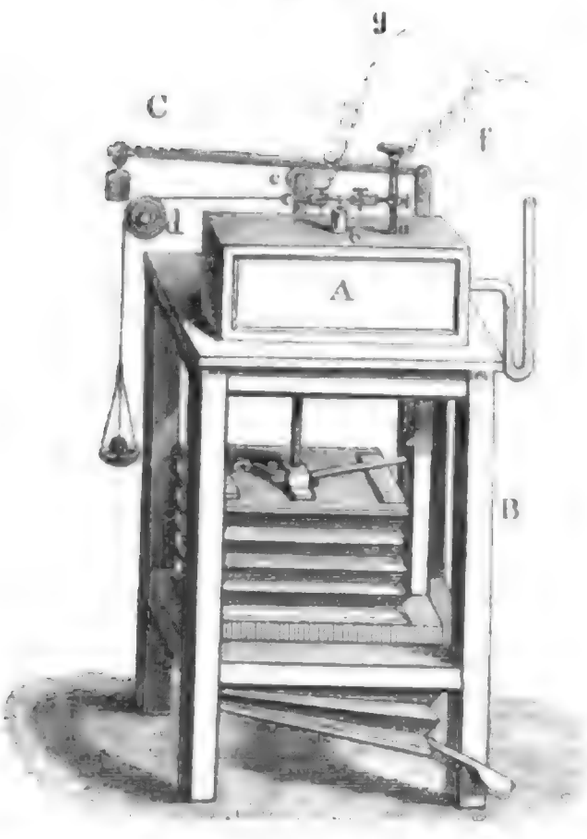
Der Muskel, welcher in der Stimmbandfalte liegt, ist bisher in Beziehung auf die Stimmbandschwingung noch gar nicht gewürdigt worden, und doch hängt sehr viel von seinem Zustande hierbei ab. Wir haben schon mehrfach auf das bekannte Factum hingewiesen, daß bald das ganze Stimmband, also Stimmbandkörper und Stimmbandrand, schwingen kann, bald der Rand hauptsächlich für sich. Die verschiedenen Zustände des ganzen Stimmbandes sind: 1) Spannung durch seine ganze Masse in Folge des an seinen beiden Enden wirkenden Zuges; 2) Spannung durch denselben Zug mit gleichzeitiger Contraction des Stimmbandmuskels; 3) Erschlaffung des ganzen Stimmbandkörpers durch Nachlaß jenes äußeren Zuges; 4) Erschlaffung des Stimmbandrandes durch dieselben Ursachen herbeigeführt, mit gleichzeitiger Contraction des Stimmbandmuskels.

Die erste Frage, welche ich mir stellte, war: wie verändern sich die Töne einer Muskelsubstanz, wenn sie plötzlich in Contraction versetzt wird?

Um diese Frage zu erledigen, wurden einem decapitirten Frosch, nachdem die sämmtlichen Extremitäten entfernt waren, die Bauchhaut abgezogen, ein scharfer Scheerenschnitt längs der Linea alba gemacht, die eine Hälfte der Bauchmuskulatur nebst allen Eingeweiden entfernt, das Sternum in eine an einem Stativ (Fig. 127 *a* a. f. S.) befindliche, und auf der Windlade *A* aufgeschraubte Pincette festgeklemmt, das untere Ende des Rectus abdominis freigemacht, und in eine mit Schrauben versehene Klemme gepreßt. Der mit dem Rumpf und der übrigen Bauchmuskulatur noch im Zusammenhang gebliebene Rectus abdominis ward sofort über eine kurze halbgedeckte hölzerne Röhre *b* als Zunge gelegt. Von der Klemme *c* aus lief eine Schnur über eine Rolle *d*, und trug eine Wagschale *e*, um durch deren Belastung den zum Tönen nöthigen Spannungsgrad herbeizuführen. Von einem Strom-

Digitized by Google

Fig. 127.



wender aus ging der eine Verbindungsdraht *l* zu der stählernen Stativpincette, der andere *g* zu der metallenen Klemmschraube. Die beiden anderen Drahtschnüre des Stromwenders waren in Verbindung mit einem sehr wirksamen Inductionsapparat. Der Muskel wurde von dem Windkasten aus mittelst eines ganz gleichmäßig wirkenden, durch das Hebelwerk *C* regulirten Gebläses *B* angesprochen, und zwar zuerst ohne daß der Strom den Muskel in Contraction versetzte; darauf wurde, sobald der Ton bestimmt war und noch andauerte, der galvanische Strom mittelst des Stromwenders durch den Muskel geführt. Aus einer großen Reihe sehr mannigfach modificirter und immer von den gleichen Resultaten begleiteter Experimente hebe ich bloß folgende heraus, bei welchen die Töne genau bestimmt worden waren.

A. Bei offener Kette.			B. Bei Contraction des Muskels durch den galvanischen Strom.	
Größe des spannenden Zuges in Grammen.		Ton.	Größe des spannenden Zuges.	Ton.
Muskel *A*	150	$\overline{\overline{d}}$	150	$\overline{h}$
	100	$\overline{\overline{e}}$	100	$\overline{a}$
Muskel *B*	150	$\overline{a}$	150	$\overline{e}$
	100	$\overline{g}$	100	$\overline{d}$

Der Ton des galvanisirten Muskels ist also immer tiefer als der Ton des nicht galvanisirten, selbst bei sehr beträchtlichen Belastungen, welche die Muskelcontraction eben noch zu bewältigen im Stande ist.

Manchem möchte dieses Resultat sehr befremdend erscheinen, und doch ist es nichts als eine Bestätigung des Experiments von Weber, welches mich auf den Gedanken gebracht hat, diese Versuche anzustellen. Weber's Satz lautet (dieses Hdwtb. Bd. III. Abth. 2. S. 115): Die »Muskeln werden während ihrer Thätigkeit ausdehnsamer, ihre Elasticität wird kleiner.« Ich schloß weiter: Nimmt die Ausdehnbarkeit der Muskeln während ihrer Contraction zu, so wird der Bogen, welchen ein als Stimmband wirkender Muskel in diesem Fall und unter sonst gleichen Umständen macht, größer sein müssen als der, welchen er im Zustand der Unthätigkeit macht. Je-

Digitized by Google

nes also setzt eine größere Excursion bei der Schwingung und ein größeres Zeitintervall zwischen zwei Maximis der Schwingungen voraus, was von dem Entstehen eines tieferen Tones unzertrennlich ist. Die Richtigkeit der Schlußfolgerung und rückwärts wirkend wieder die Richtigkeit des Weber'schen Satzes, an der überhaupt nicht zu zweifeln war, hat sich durch diese Experimente bewährt, obwohl ich sagen muß, daß man hiebei mit manchfachen Hindernissen und Schwierigkeiten zu kämpfen hat, welche ich nur sehr allmälig beseitigen konnte. Vor Allem gehört dazu ein gut eingerichtetes Gebläse, bei welchem die Windstärke längere Zeit ganz constant bleibt, zweitens gut eingerichtete Klemmen, um die Töne gleich bei den ersten Versuchen klangvoll zu bekommen, drittens Vorrichtungen, um zu verhindern, daß nicht, z. B. beim Aufziehen des Balges, überflüssiger Wind an dem Muskel vorbeiströme, endlich Uebung und Schnelligkeit beim Auflegen der Muskel auf der Röhre. Denn erstes Erforderniß des Gelingens ist: daß der Muskelrand während des Experiments feucht und reizbar bleibe; im anderen Fall bekommt man gerade die entgegengesetzten Resultate: der Ton wird nämlich dann während der Contraction höher. Dieses war es auch, was mich anfänglich, unbekannt mit der Ursache, sehr irre machte. Erst durch viele Versuche habe ich diese Ursache ermitteln können. Es ereignet sich nämlich dieser letzte Effect jedesmal gegen Ende des Versuches, oder wenn man zu lange Wind am Muskelrand hat vorbeitreiben müssen, bis man den Ton rein bekam und die Reizbarkeit des Muskelrandes bereits erloschen ist. Man läßt sich durch die Zuckungen am Rumpfe gern täuschen, und hält den Rand des Muskels auch noch für reizbar, während er es doch nicht mehr ist. Die in Contraction gerathenden Muskelbündel hinter ihm wirken aber dann auf ihn als neue spannende Kräfte, während er selbst einem Kautschuk-Streifen gleicht, dessen Töne immer bei Zunahme der Spannung höher werden.

Hieraus lernen wir aber viel in Beziehung auf die mechanischen Vorgänge bei der Stimmbandschwingung im Kehlkopf. Man sieht nämlich: die Contraction des M. thyreoarytaenoideus kann den Stimmbandton erhöhen und vertiefen; die Erhöhung des Tones geschieht aber mit Veränderung des Registers. Unsere Versuche beweisen nämlich, daß bei starker Spannung des getrockneten Muskelrandes (welcher den Rand des natürlichen Stimmbandes vorstellt) durch Contraction des damit verwebten Muskels dieser Rand allein tönend schwingt, und mit rascheren Excursionen als bei Erschlaffung des Muskels. Die Töne, welche bei einem 1,5 Centimeter langen Muskel zum Vorschein kamen, waren in der That auch Fisteltöne, während die Töne des ganzen Muskels vor dem Austrocknen des Randes deutliche sonore Brusttöne waren, d. h. solche, bei denen die elastische Zunge in ihrer ganzen Masse tönend schwang.

So wird also der Ton des ganzen Stimmbandes tiefer werden, wenn die an seinen Enden wirkenden Zugkräfte nicht zu groß sind, der Stimmbandmuskel aber in Contraction geräth. Hiebei ist gleichzeitig zweierlei möglich, entweder es werden dadurch die Stimmbandenden einander näher gerückt, das Stimmband also verkürzt, oder die äußeren spannenden Kräfte verhindern dieses, und es erfolgt eine solche Verkürzung nicht. Da nun die Contraction des Muskels bei gleichbleibender Länge des Bandes für sich schon den Ton beträchtlich vertiefen kann, so muß der Ton noch tiefer werden, wenn Verkürzung und Contraction eintritt, und höher werden, wenn das Band verkürzt bleibt, der Muskel aber aufhört sich zu contrahiren.

Ebenso wird bei stramm gespanntem Rand der Ton höher, wenn sich

Digitized by Google

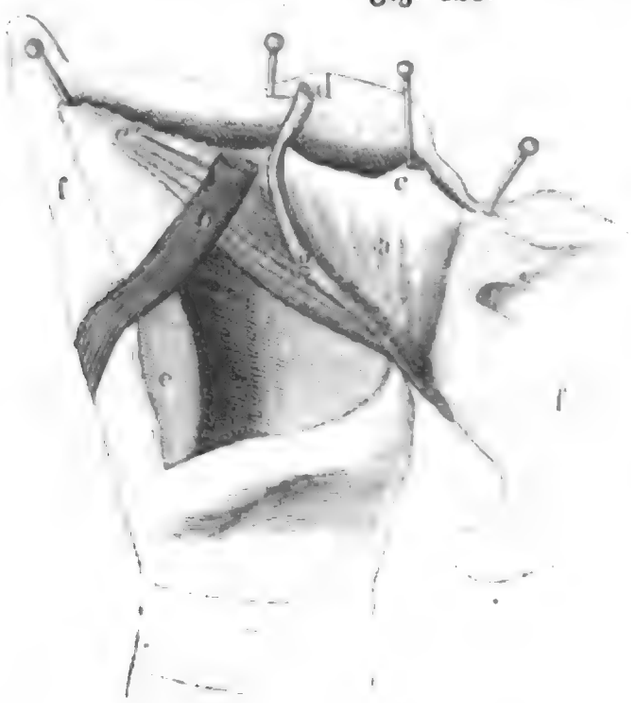
der Muskel hinter ihm contrahirt; demnach kann bei gleicher Verlängerung des Stimmbandes der Ton höher oder tiefer werden, je nach den Contractionszuständen des Stimmbandmuskels.

F. Ventrikel- und Epiglottismuskeln.

Der Stimmkasten kann durch einen beweglichen Deckel, die Epiglottis, geschlossen werden, welche ihm theils zum Schutz, theils zu gewissen musikalischen Zwecken dient, wie auch in den unmittelbar über den unteren Stimmbändern gelegenen Theilen, hintere Wand und Decke, der Morgagni'schen Ventrikel wechselnde Spannungszustände hervorgerufen werden können: denn diese Theile führen nicht allein elastisches Gewebe, sondern auch eine Muskulatur, welche in der Kürze hier beschrieben werden soll.

Die Muskulatur der Epiglottis ist bald sehr deutlich ausgesprochen, bald sind die Faserzüge derselben mit unbewaffnetem Auge kaum zu entdecken und zu verfolgen; besonders gilt dies von den Ary-epiglotticis, die als Fortsetzungen der Arytaenoidei obliqui von den Spitzen der Gießbeckenknorpel zu den Seitenrändern der Epiglottis emporsteigen. Aber auch diese können starke Bündel darstellen, wie in Fig. 128 *b* und *d* (nach aufwärts zurückgeschlagen). Als Thryeo-epiglottici werden zwei dünne plattlängliche, unmittelbar über den Mm. thyreoarytaenoideis entspringende Muskeln, welche zum Seitenrand des Kehldeckels emporsteigen, angegeben. Dieses sind nichts Anderes als kleine Partien einer Muskulatur, welche für den Morgagni'schen Ventrikel und die oberen Stimmbänder berechnet ist. Präparirt man nämlich den M. thyreoarytaenoideus von außen, indem man die Schildknorpelplatte *f* zurückschlägt, und läßt die Schleimhaut *c* des Kehlkopfes darüber möglichst unversehrt, so gewahrt man in einzelnen Fällen sehr stark entwickelte Muskelstrata, welche in ihrem Verlauf sich mit denen des eigentlichen Stimmbandmuskels kreuzen, indem sie sehr steil nach aufwärts steigen (*a*); andere Bün-

Fig. 128.



Digitized by Google

del schneiden die Fasern des Thyreoarytaenoideus unter einem viel spitzeren Winkel *c'*, und ein oder das andere Bündel *g* verschmilzt unmittelbar mit dem Ary-epiglotticus (*d*). Diese ganze Muskellage strahlt in die Schleimhaut aus, unter welcher die Faserbündel allmälig verschwinden (*c' c*), ähnlich wie in der äußeren Haut ein Hautmuskel. Es ist aber ganz unmöglich, dieses Stratum von dem Thyreoarytaenoideus zu trennen, und senkrechte Durchschnitte des getrockneten Kehlkopfes weisen am besten das Hinderniß nach; denn man sieht auf ein und derselben Schnittfläche ganz dicht neben einander und abwechselnd vollkommen quer und der Länge nach durchschnittene Muskelbündel, so daß diese also geflechtartig durch einander gewirkt sind, und eine Trennung ohne Zerreißung nicht gestatten.

Die Wirkung dieser Faserzüge kann, abgesehen von ihrem Einfluß auf die Stellung des Kehldeckels, keine andere sein, als die Höhlung des Morgagni'schen Ventrikels seichter zu machen, und auf die in dessen begrenzenden Flächen sehr weit verbreiteten Schleimdrüsen einen Druck auszuüben, durch welchen die Abgabe des Secretes an die Stimmbandflächen entsprechend der durch den Windstrom hervorgerufenen Verdunstung vermehrt werden muß.

G. Ueber die Nerven des Kehlkopfes

und besonders die der kleineren Kehlkopfmuskeln habe ich nicht selbst Untersuchungen angestellt, und deshalb ist auf die in diesem Werk (Bd. II. S. 585 ff.) zu findenden Angaben Volkmann's zu verweisen, nach welchen der Nervus vagus und vor Allem dessen Ramus laryngeus inferior wesentlich bei der Stimmbildung betheiligt ist.

3. Das Corpus des Stimmorganes.

Unter dem Corpus versteht man bei einem Zungenwerk das über den schwingenden Zungen stehende Ansatzrohr im Gegensatz zum Windrohr, welches die Zungen anspricht. Ein solches Ansatzrohr hat auf die Töne metallischer Zungen einen ganz bestimmten gesetzlichen Einfluß, welcher von Weber[1]) aufs Genaueste untersucht worden ist. Es wird also später nothwendig werden, den Einfluß eines solchen Ansatzrohres über membranösen Zungen, wie den Stimmbändern des Kehlkopfes, im Vergleich mit metallischen Zungen zu besprechen, was die Kenntniß der Theile voraussetzt, die als Ansatzrohr für die Stimmbänder betrachtet werden können. Es sind dies die Rachen-, Mund- und Nasen-Hohlräume, welche noch die weitere wichtige Aufgabe haben, durch die in ihnen oder ihrer Umgebung gelegenen Theile die Töne zu artikuliren, also »das Sprechen« möglich zu machen.

Ohne durch Aufzählung aller der einzelnen hieher gehörigen, individuell höchst verschieden configurirten Theile und ihre Muskelapparate ermüden zu wollen, können wir hier nur Weniges erwähnen und versparen uns das Wichtigere der Gebrauchsanwendung dieser Theile auf den Abschnitt »Laute«.

Das unmittelbar über der oberen Apertur des Kehlkopfes einfache, senkrecht emporsteigende, aus dem oberen Ende des Schlundes gebildete Ansatzrohr zerspaltet sich sehr bald in zwei Arme: das Mund- und das Nasenrohr.

---

[1]) Poggendorff's Annal. XVI. XVII.

Digitized by Google

Die Horizontalebene des knöchernen Gaumens wird durch den weichen Gaumen in paraboliſcher Krümmung überkleidet, ſo daß die Decke des Mundrohres im Ganzen ein Gewölbe darſtellt, welches nach vorn, je nach Kiefer- und Lippenſtellung, einen engeren oder weiteren Ausgang hat. Den Boden dieſes überwölbten Raumes bildet ein höchſt bewegliches, muskulöſes Organ: die Zunge, welche je nach ihrer Stellung, Lagerung und Form den Raum zwiſchen Boden und Decke beengen oder frei machen, dem Windſtrom dieſe oder jene Richtung geben kann, in Folge deſſen Schwingungen und Bebungen bald hier bald da und mit verſchiedenem Modus in den beweglichen dem Windſtrom ausgeſetzten Theilen auftreten müſſen.

Der Naſencanal bildet einen ebenfalls gekrümmten Canal, welcher an ſeinem Ausgang wenigſtens einigermaßen durch die Heber der Naſenflügel erweitert werden kann. Dieſe beiden Gänge können von einander abgeſperrt werden, ſo daß die Luft entweder durch den einen oder den anderen Canal ausſchließlich zu ſtrömen gezwungen wird, und zwar geſchieht dieſe Abſperrung bekanntlich durch die Gaumenmuskeln, indem bei Contraction der Glossopalatini, welchen freilich die Hebung der Zungenwurzel, als den Verſchluß vervollſtändigender Act, zu Hülfe kommen muß, der Wind ausſchließlich durch den Naſencanal geleitet wird, während er bei Contraction der Pharyngopalatini von dieſem Canal abgehalten allein durch die Mundöffnung zu entweichen Platz findet.

Hier entſteht nur die Frage, wie weit der winddichte Verſchluß in beiden Fällen getrieben werden kann, und wie weit er bei dem gewöhnlichen Gebrauch je des einen oder anderen Theiles dieſes Anſatzrohres getrieben wird. Bei den geringen Größen, welche hier zu erwarten ſtanden, wurde der Differenzialmanometer[1]) angewendet, bei welchem 1 Millimeter wahrer Werth des Waſſerdruckes 7,52 Millimetern der Ableſung entſpricht, und zwar wurde eine Uförmig gebogene, an der Krümmung in ein gemeinſchaftliches mit dem Manometer in Verbindung ſtehendes Rohr ausmündende Glasröhre mit ihren beiden Schenkeln in die Naſenlöcher winddicht ſchließend eingeführt, und zugleich ein feſt um den Mund anliegendes mit dem zweiten Manometer verbundenes Mundſtück angewendet.

Es iſt begreiflich, daß man durch das Anſetzen der Manometermündung bloß an den einen oder anderen Canal die natürlichen Verhältniſſe ſtören würde; um dieſe aber gleich zu erhalten, habe ich den beiden Schenkeln des in die Naſe einzuführenden Rohres einen größeren gemeinſchaftlichen Durchmeſſer gegeben als dem mit dem Mund in Verbindung ſtehenden. Die Mündungen der Manometerröhren waren in beiden Fällen gleich groß, alſo auch die Widerſtände. Setzt man bloß einen Manometer an, ſo kann man es dahin bringen, daß in ihm die Flüſſigkeit ganz unbeweglich bleibt, wenn man durch den nicht mit dem Manometer verbundenen Canal ausſchließlich auszuathmen ſucht. Jedenfalls iſt alſo der Luftſtrom, welcher durch eine etwa nicht winddicht ſchließende Stelle der Grenzwand hindurchgeht, äußerſt ſchwach. So habe ich denn auch bei dem Verſuch, ausſchließlich durch den Mund auszuathmen, bei Anwendung von zwei Manometern den Druck in dem mit der Naſe verbundenen Manometer = 0,33 gefunden, wenn man den geſammten hydroſtatiſchen Exſpirationsdruck = 100 ſetzt.

Bei dem Verſuch, durch die Naſe ausſchließlich auszuathmen, jedoch ohne

---

[1]) Theorie und Conſtruction dieſes Apparates ſ. bei Weisbach a. a. O. Bd. II. S. 480.

festes Zusammenpressen der Lippen, verhielt sich der Druck der aus dem Mund dabei doch ausströmenden Luft wie 0,165. Nicht größer war er, wenn ein reiner Nasenton ausgesprochen wurde, ja manchmal blieb dabei die Flüssigkeit ganz unbewegt. Wurde dagegen der Versuch gemacht, die Vocale ohne allen Nasenklang auszusprechen, so ging dabei immer etwas Luft durch die Nase und zwar am meisten bei dem J, so daß hierdurch der Druck von der Nase her zwischen 0,33 und 1,001 : 100 schwankte.

Wenn also auch wohl die vollkommene Absperrung beider Canäle von einander nicht zu den Unmöglichkeiten gehört, so geschieht sie für gewöhnlich höchstens nur bei den reinen Nasenlauten, wird aber selbst bei den reinsten Mundtönen nicht in Anwendung gebracht.

III. Physikalische Leistungen des Stimmorganes.

Töne, Klänge und Laute sind es, welche wir mittelst unseres Stimmapparates hervorbringen können, somit allgemein »Schallschwingungen«, welche auf außer uns gelegene Medien übergehen und bei Gegenwart eines lebendigen Gehörorganes von einem Anderen vernommen werden. Nicht alle Theile des Apparates sind bei den verschiedenen Modificationen dieser Schallschwingungen in gleicher Weise betheiligt, und es ist eben die Aufgabe dieses Abschnittes, zu zeigen, welche bestimmte Leistungen in dieser Beziehung von den einzelnen Theilen des ganzen Stimmapparates erfüllt werden müssen.

1. Töne

zu geben, kann von verschiedenen Theilen des Apparates vorausgesetzt werden: erstens von der in ihm eingeschlossenen Luftsäule, zweitens von den elastischen Stimmbändern, drittens von beiden gleichzeitig.

Im ersten Fall hätten wir es mit einem Flötenwerk, im zweiten mit einem einfachen Zungenwerk, im dritten mit einer Zungenpfeife zu thun. Es kann hier nur im Vorübergehen erwähnt werden[1]), daß jede dieser drei Annahmen von Autoritäten verschiedener Zeiten adoptirt wurde, muß dagegen erlaubt sein, in der Kürze die Differenzen dieser verschiedenen Instrumente darzulegen. Bei den Flötenwerken ist die Luftsäule, bei den Zungenwerken das schwingende elastische Blatt das allein den Ton Bestimmende, während bei der Zungenpfeife der Ton durch die Zunge und die Luftsäule zugleich bestimmt wird.

A. Das Wesentliche an einem **Flötenwerk**, wohin also die Flöte, die Labialpfeife der Orgel, die Panpfeife gehört, liegt darin, daß eine in einer Röhre enthaltene Luftsäule dadurch in Schwingungen versetzt wird, daß man auf irgend eine Weise einen Windstrom über einen Theil ihrer Oberfläche hinführt.

Dabei ist **nie** die Art der Strömung der Luft durch die Röhre das Maaßgebende, sondern nur die Schwingung der Luft im Inneren der Röhre; denn ein nur mit einer oberen Oeffnung versehenes Rohr kann, es mag gestaltet sein wie es will, auf dem Windkasten eines Gebläses aufgepflanzt,

---

[1]) Ausführlich ist die Literatur bei **Liscovius**' »Physiologie der menschl. Stimme« S. 71 ff. von der ältesten Zeit bis 1846 zusammengestellt.

Digitized by Google

nie einen Ton erzeugen, der Wind mag schwach oder stark durch das Rohr hindurchgetrieben werden. Dagegen vermag eine auch oben geschlossene Röhre, bei welcher von keinem Durchströmen mehr die Rede sein kann, noch Töne zu erzeugen, wenn nahe ihrem unteren Ende eine passende seitliche Oeffnung angebracht ist, aus welcher die Luft entweichen und dabei auf die über ihr befindliche Luftsäule eine andauernde Reihe von Stößen ausüben kann, in deren Folge eben die Tonschwingung der gedeckten Pfeife erfolgt. Bekanntlich unterscheidet man an der Labialpfeife der Orgel den Fuß (Stiefel) und Körper der Pfeife. Beide sind unvollkommen von einander durch eine Platte, den Kern, getrennt, welche eine gleichmäßig weite Spalte von geringer Breite übrig läßt. Diese Spalte heißt die Mündung oder das Windloch. Dicht über diesem ist an dem Pfeifenkörper eine Seitenöffnung angebracht, größer als das Windloch, aber auch von länglicher Form: der Aufschnitt, dessen obere und untere Begrenzung das Labium der Pfeife genannt wird. Eine Oeffnung muß jedes Rohr haben, wenn die von ihm eingeschlossene Luftsäule tönend schwingen soll, wenigstens kennen wir bis jetzt kein Mittel, in allseitig geschlossenen Röhren tönende Luftschwingungen zu erzeugen. Ist die Pfeife oben gedeckt, so wird der durch den Fuß einströmende Wind gezwungen, allein durch den Aufschnitt zu entweichen; ist die Pfeife dagegen oben offen, so kann es nicht anders kommen, als daß, zumal bei starkem Windstrom, ein Theil der eingetriebenen Luft durch die Röhre hindurchgeht und aus ihrem oberen offenen Ende entweicht, wenn auch die größere Menge der Luft, am Rand des Kerns umgebeugt, das Rohr durch den Aufschnitt verläßt. Mit jener Strömung hat dagegen das Tönen gar keinen Zusammenhang, vielmehr muß man sich denken, daß die Schallschwingungen in ähnlicher Weise dabei zu Stande kommen, wie eine regelmäßige Wellenbewegung auch auf fließendem Wasser. Begreiflich ist aber, daß der Ton um so reiner wird, je geringer die Luftströmung, durch welche sonst leicht ein Rauschen hervorgerufen wird, welches die Reinheit des Tones sehr beeinträchtigen muß. Aus diesem Grund ist der Aufschnitt weiter als das Windloch, um jene nachtheilige Strömung möglichst zu vermeiden. Daß die in solcher Weise in dem Körper der Pfeife angeregte Schwingung bei den oben offenen Pfeifen sich über deren Grenze hinaus erstreckt, sieht man leicht aus dem Hüpfen des Sandes auf einer gespannten Membran, welche über jenes obere Pfeifenende gehalten wird, und geht auch daraus hervor, daß eine Pfeife stets einen etwas tieferen Ton giebt, als die Berechnung desselben aus ihrer Länge ergiebt[1]).

Wenn auch ceteris paribus die Zahl der Schwingungen einer in der Pfeife eingeschlossenen Luftsäule sich umgekehrt wie die Länge jener verhält, so ist diese Länge allein doch nicht maaßgebend für den Grundton der Pfeife, vielmehr kommt die Begrenzung ihrer Oeffnungen, das Verhältniß ihrer Weite zu ihrer Länge, und die Natur der Röhrenwandungen ebenfalls mit in Betracht.

Am wichtigsten auch für unseren Gegenstand ist der verschiedene Grad der Deckung des oberen Pfeifenendes, wobei man eine vollkommene, oder unvollkommene oder vollkommen mangelnde Deckung unterscheiden muß, was, wie Weber[2]) gezeigt hat, zu einer Vergleichung der wesentlich ver-

---

[1]) Chladni's Akustik S. 87.
[2]) Cäcilia Bd. II. S. 20 ff. Bindseil's Akustik S. 487.

Digitized by Google

schiedenen Arten der Orgelpfeifen von einem allgemeinen Gesichtspunkte aus führt.

Ist gar keine Bedeckung des oberen Pfeifenendes vorhanden, wie in der offenen Labialpfeife, so bildet die obere und untere Begrenzung der tönenden Luftsäule: Luft; also »eine ganz bewegliche Schicht am oberen und ebenso am unteren Ende«. Diese Schicht wird ganz unbeweglich, wenn sie als fester Körper die Pfeife deckt.

Die einfachste Schwingungsform in den letzteren ist die, bei welcher Röhren- und Wellenlänge gleich ist, und der geschlossene Boden derselben die einzige Knotenfläche bildet, während eine ebenso lange oben offene Pfeife einen um eine Octave höheren Ton giebt, wobei dann die Knotenfläche in der Mitte der ganzen Röhre gelegen ist. Diese einfachsten Schwingungsformen bilden den Grundton der Pfeife und erfordern die geringste Windstärke. Wird diese vergrößert, so ändert sich der Ton, und zwar durch Bildung neuer Knotenflächen. S. 539 ist bereits auf die Differenz der Reihen von Tönen hingewiesen, welche bei gedeckter und ungedeckter Pfeife durch die Veränderungen der Windstärke erzielt werden können.

Was den Einfluß des Verhältnisses der Länge zur Dicke der Röhre betrifft, so können zwei Modificationen desselben aufgestellt werden[1]), nämlich eine im Verhältniß zur Länge beträchtliche Dicke, wobei sich jene zu dieser verhält wie 1 : 1 bis 6 : 1; zweitens eine im Vergleich mit der Dicke sehr bedeutende Länge, wobei das Verhältniß der Länge zur Dicke das von 6 : 1 übersteigt. Zur ersten Modification gehören unter Anderem die kubisch geformten Pfeifen, der Brummkreisel[2]), bei welchen die Schwingungszahlen im umgekehrten Verhältniß zur Quadratwurzel aus ihrem Volum stehen; ohne Belang ist die Form des tönenden Luftvolums; die tieferen Töne sprechen leicht, die höheren schwer oder gar nicht an. Bei der zweiten Modification sinkt der Grundton mit der Verlängerung, und ist die Dicke der Pfeife kleiner als der zwölfte Theil ihrer Länge, so tritt das Bernoulli'sche Gesetz am deutlichsten hervor: es verhalten sich nämlich dann annähernd die Schwingungen der Grundtöne umgekehrt wie die Längen der Pfeifen. Derartige enge Röhren sprechen ihre höheren Flageolettöne leicht, die tieferen und die Grundtöne schwer an.

Bei weiten prismatischen Pfeifen ist noch eine Eigenthümlichkeit zu bemerken, nämlich daß nicht die ganze in ihnen enthaltene Luftsäule die Erzeugung des Tones vermittelt, sondern daß in einer solchen Röhre, deren Spalte die ganze Länge einer Seite der Basis einnimmt, die die Tönung vermittelnde Luftmasse die Gestalt eines Cylinders mit einer nahezu elliptischen Grundfläche hat, wenn der Grundton der Pfeife angestimmt wird, so daß also eine so gestaltete Pfeife beliebig verengt werden kann, ohne daß der Ton sich verändert, wenn nur eine entsprechende Dimensionsveränderung der Spalte gleichzeitig veranstaltet wird[3]).

Schließlich ist hier noch des sehr bedeutenden Einflusses zu gedenken, welchen die Beschaffenheit der Wandungen und die Wärmegrade der in Schwingung versetzten Luftsäule auf die Tonhöhe ausüben. Wie schon früher erwähnt, verdankt man die Kenntnisse, welche man von dem ersteren Verhältniß gewonnen hat, hauptsächlich Savart[4]). Er zeigte, daß, wenn Per-

[1]) Bindseil a. a. O. S. 551.
[2]) Sondhaus in Poggend. Annal. LXXXI. S. 235 ff.
[3]) Bindseil a. a. O. S. 564.
[4]) Schweigger's und Schweigger-Seidel's Jahrb. Bd 21 (51) S. 318 ff.

Digitized by Google

gamentblätter auf Rahmen gespannt und aus ihnen eine cubische Pfeife zusammengesetzt worden, bei den größten Graden der Spannung der Ton ebenso hoch ist, als wenn die Wandungen der Pfeife aus ganz starrem Material gebildet sind. Spannt man die Pergamentplatten aber durch Wasserdämpfe, welche man über sie leitet, ab, so sinkt der Ton entsprechend dieser Abspannung; er kann um mehr als 2 Octaven fallen, wird dabei aber auch immer schwächer.

Die Vertiefung des Tones wird bei gedeckten sowohl als offenen Pfeifen wahrgenommen.

Die Temperatur der den Ton gebenden Luftsäule ist ebenfalls maaßgebend für dessen Höhe. Er steigt mit Zunahme der Wärme, und fällt mit ihrer Abnahme. So fand Dulong, daß eine Labialpfeife bei 22° C. einen Ton mit 500 Schwingungen giebt, dagegen bei 4° C. einen, welcher nur 484,4 Schwingungen in der Secunde entsprach.

Entscheidend für die Frage, ob das menschliche Stimmorgan mit einem Flötenwerk verglichen oder identificirt werden könne, ist somit die Untersuchung, ob bei ihm erstens die Luft durch Vorüberstreichen an einer Seite des Rohres die in ihm befindliche Luftsäule in tönende Schwingungen versetzen könne; zweitens ob die Luftsäule bei ihrem Tönen annähernd in Ruhe bleibe; drittens ob die Tonhöhe in umgekehrtem Verhältniß zur Länge der Luftsäule stehe, ob endlich die wandelbaren Spannungsgrade der Umgrenzung dieser Luftsäule die im Umfang der Menschenstimme gelegene Tonreihe bedingen könne. Die drei ersten Fragen sind die nach den charakteristischen Merkmalen einer Labialpfeife, und müssen für das menschliche Stimmorgan sämmtlich verneinend beantwortet werden.

Ad 1) F. Savart[1]) vergleicht die Stimme mit dem Tönen einer halbkugligen Jagdpfeife, wobei der Kehlkopf als das Mundstück einer Labialpfeife zu betrachten sei. Die Röhrenstücke unterhalb der Stimmritze entsprächen dem Windrohr und Pfeifenfuß, die Stimmritze dem Aufschnitt, Rachen und Mundhöhle dem Körper der Pfeife. Betrachtet man dagegen eine wirksame Orgelpfeife der entsprechenden Art, so findet man den Aufschnitt nicht in das Corpus mündend, sondern frei nach außen, auch ist es ganz unmöglich, die Luftsäule in einer Röhre zum Tönen zu bringen, wenn man in ihrem Inneren eine nicht vibrirende Scheidewand mit schmaler Spalte oder irgendwie geformter Oeffnung angebracht hat, aus welcher vielmehr die Luft nur mit zischendem Geräusch zu entweichen vermag. Mit Recht rügt Liscovius den Widerspruch, der in jenem Vergleiche liegt, wonach Eingang des Luftstromes und Ausgang desselben eine und dieselbe Oeffnung, die Stimmritze, sein soll. Auch wird durchaus nicht ein Windstrom über eine Oeffnung des mit der Pfeife vergleichbaren Luftcanals unseres Stimmwerkzeuges hingeleitet, wie dies bei der Flöte oder Panpfeife der Fall ist. Nichts also von der Art und Weise, wie ein Flötenwerk angesprochen werden kann, und allein anspricht, findet sich hier.

Ad 2) Da der Ausweg der Luft ganz allein durch das obere Ende des Luftcanals geht, so folgt daraus, daß der zur Stimmbildung nothwendige Wind das ganze Röhrensystem: Luftröhre, Kehlkopf und Mundcanal durchstreiche. Somit findet durch seine ganze Länge eine Luftströmung statt,

---

[1]) Annal. de chimie et de physique par M. M. Gay-Lussac et Arago T 30. 1825. pag. 64 ff. und Liscovius a. a. O. S. 94.

Digitized by Google

und an keiner Stelle kann es auch nur zu einer relativ geringeren Luftbewegung kommen, als die ist, welche von der die Luft forttreibenden Kraft abhängt, noch weniger zu der annähernd vollkommenen Ruhe der ganzen Luftsäule, welche in den Labialpfeifen bei ihrem Tönen wahrgenommen wird.

Ad 3) Bei der Savart'schen Betrachtungsweise kommen natürlich die Dimensionen des unterhalb der Stimmritze gelegenen Rohres gar nicht in Betracht, sondern allein die des darüber gelegenen mit dem Corpus verglichenen Stückes. Dieses nun, Mund- und Rachenhöhle, gehört offenbar unter die Kategorie der ersten Modification der Pfeifen, denn es liegt das Verhältniß von Länge zu Breite jedenfalls zwischen 1 : 1 und 6 : 1. Das Volum dieses ganzen Raumes zu ändern, liegt in unserer Willkür; aber wir sind nicht im Stande, durch dieses Mittel allein die ganze Reihe von Tönen zu produciren, deren wir überhaupt fähig sind. Man stimme einen gewissen Ton an, und versuche die Wangen bald einzudrücken, bald mehr auszudehnen, die Nase offen zu halten oder zu schließen — bei den verschiedensten Modificationen dieser Versuche verändert sich der Ton in seinem musikalischen Werth nicht im Geringsten.

Hiebei ändert sich sehr mannigfach der Spannungsgrad der den Luftraum begrenzenden Wände, was nach Savart's eigenen Untersuchungen nicht ohne Einfluß auf die Tonhöhe bleiben könnte. Liscovius[1]) hat das Verdienst, die Rückwirkung der Beschaffenheit solcher Wände, welche ihre Spannungsgrade verändern können, genauer untersucht zu haben, und da einige der hier auftretenden Verhältnisse bei späteren Beobachtungen uns wieder begegnen werden, die Versuche, welche ich selbst hierüber angestellt habe, die von Liscovius auch bestätigt haben, so müssen wir das Wichtigste hievon hier erwähnen. Es wurden hölzerne vierseitig prismatische Pfeifen so angefertigt, daß entweder alle oder zwei Wände davon durch Rahmen, mit Pergament überspannt, ersetzt werden konnten; ich habe auch Gerippe solcher Pfeifen, bei welchen bloß die Kanten hölzern sind, und welche durch beliebig spannbare Platten von vulkanisirtem Kautschuk umhüllt werden. Immer zeigt sich, daß sie, wenn sie gleichmäßig gespannt sind, den Ton derselben, aber aus starren Wandungen gebildeten Pfeife vertiefen, und zwar um so mehr, je mehr die Spannung nachläßt. Bei 9″ langen und 18‴ breiten Pfeifen erreichte die durch Erschlaffung der Membranen herbeigeführte Vertiefung die zweite Octave, konnte aber nicht viel weiter getrieben werden, denn noch größere Erschlaffung machte die Ansprache der Pfeife ganz unmöglich; somit kann die Vertiefung nicht, wie Savart meint, bis ins Unendliche fortgetrieben werden. Liscovius hat auch gezeigt, daß die vollkommen partielle Erschlaffung der Wandung den Pfeifenton sehr beträchtlich erhöhen kann, wenn diese erschlaffte Stelle, einem der Flötenlöcher vergleichbar, vor dem oberen Pfeifenende befindlich ist.

Weiter sind zwei Fälle möglich: entweder die membranöse Wandung und die Pfeife mit starrer Wandung, welche mit jener vertauscht werden soll, sind gleichgestimmt, oder sie geben je für sich verschiedene Grundtöne. Im ersten Fall bleibt, wenn die membranöse Wandung eingesetzt wird, der Ton gleich dem der Pfeife und dem der Membran ein an sich eigenthümlicher, im zweiten entsteht ein »Ausgleichungston«, wie ihn Liscovius nennt, d. h. ein solcher, welcher zwischen dem eigenthümlichen Ton der Pfeife und dem

[1]) A. a. O. S. 96 ff.

Digitized by Google

der Membran zwischen inne liegt; und zwar liegt jener Ton dem eigenthümlichen desjenigen Theils der zusammengesetzten Pfeife am nächsten, welcher an Masse am meisten überwiegt.

Interessant ist auch noch die Beobachtung von Liscovius[1]), welche wir bei zweilippigen Zungenwerken wieder zu berücksichtigen haben, daß bei einer membranösen Seitenwandung ein Druck auf die Membran je nach der Stelle, an welcher er geschieht, den Ton der Pfeife in verschiedener Weise zu verändern vermag. Bei rechtwinklig viereckigen Membranen wird der Ton am höchsten, wenn der Druck gerade auf die Mitte der Membran wirkt; von diesem Punkt ab, näher dem Rand zu angebracht, sinkt er wieder, und nähert sich um so mehr dem, welcher ohne Druck auf die Membran entsteht, je näher dem Rand man den Druck wirken läßt. Hiebei findet also ein ganz ähnliches Verhältniß zwischen den Massentheilen der Membran statt, wie zwischen der ganzen Masse der Membran und der in der Pfeife enthaltenen Luftsäule. Der Druck in der Mitte theilt die Membran in zwei gleichgroße, schwingende Stücke. Jeder Druck außerhalb dieses Punktes führt zu einer Abtheilung der Membran in zwei ungleich große, nicht in Reihen aliquoter Theile, und die an Masse überwiegende Abtheilung bestimmt sofort den Ton, welcher also nicht mit einem Flageoletton verglichen werden kann. Ganz dasselbe gilt von den Tönen, welche entstehen, wenn die membranöse Wandung an mehr als einem Punkt gedrückt wird. Wandert man dabei mit dem Druck über die ganze Membran allmälig, so verändert sich auch der Ton ganz allmälig, nicht sprungweise, und nicht abhängig von dem Grad des Druckes, welcher ausgeübt wird; jederzeit ist der Ton bei gleichzeitigem Druck an zwei Punkten höher als bei einfachem, weil eben dann die den Ton bestimmenden Abtheilungen der Membran kleiner sind, als wenn bloß ein Punkt gedrückt wird.

Daß die Luftsäule in der Trachea nicht wie in Flötenwerken tönend schwingen könne, ergiebt sich aus ähnlichen Betrachtungen, wie die bisher angestellten; denn auch hier fehlt der zur Ansprache nöthige Modus, die relative Ruhe der Säule, die Vertiefung des Tones bei zunehmender Länge der Röhre. Vor Allem wiederlegt sich eine derartige Annahme dadurch, daß bei Vivisectionen nach Durchschneidung des Kehlkopfes unterhalb der Stimmbänder jede Production von Tönen unmöglich ist.

Somit bleibt also nur die Möglichkeit zweier Annahmen übrig. Nach der einen ist das menschliche Stimmwerkzeug ein einfaches Zungenwerk, nach der anderen gehört es in die Kategorie der Zungenpfeifen.

B. Zungen nennt man bei musikalischen Instrumenten diejenigen festen, elastischen Theile, welche einer tönenden Schwingung an sich fähig sind, und welche durch einen Luftstrom in diese Schwingungen versetzt werden. Dabei kann die Luftsäule von Einfluß auf den Zungenton sein oder nicht.

Man kann zwischen Zungen unterscheiden, deren Material an sich schon die zu ihren Schwingungen nothwendige Elasticität besitzt, und Zungen, deren Material erst bei gewissen Graden äußerer Spannung die Befähigung zu tönenden Schwingungen erlangt. Das erste sind starre, das andere membranöse Zungen.

Jede dieser beiden Zungenarten vermag, nach Art einer Saite gestrichen,

---

[1]) A. a. O. S. 99. 100.

Digitized by Google

oder einer Platte angeschlagen, für sich einen Ton zu geben, welcher jedoch meist sehr schwach, bei membranösen Zungen fast ganz klanglos ist; werden sie aber unter gewissen Bedingungen durch einen gegen sie gerichteten Luftstrom in Vibrationen versetzt, so geben sie sehr starke und klangvolle Töne. Offenbar also ist im letzteren Fall eine Vermehrung der schwingenden Theile vorhanden, und es fragt sich zuerst, wie verhält sich im Allgemeinen die Luftsäule, welche die Schwingung hervorruft, zu dieser letzteren selbst? Verbinden wir die Zunge mit einem Wind- oder Ansatzrohr: immer ist, soll die Zunge tönen, eine Luftströmung durch das Rohr vorhanden. Die Luft also, welche den Zungenton verstärkt, ist in einer raschen Bewegung begriffen.

Die Bewegungsrichtung ist besonders beim Aus- und Eintritt im Rohre eine sehr verwickelte, ebenso wie die Dichtigkeitsgrade derselben in Folge des Strömens so wenig als die Geschwindigkeiten der Luftmoleküle an allen Punkten gleich sein können. Alles dies scheint für eine so große Regelmäßigkeit, wie sie stehende Schwingungen verlangen, höchst ungünstig. Ich versuchte daher, vor Allem zu entscheiden, ob sich bei dem einfachsten Fall der stehenden Schwingung eine derartige Befürchtung rechtfertigen lasse oder nicht.

Auf den Windcanal meines Gebläses setzte ich eine Glasröhre auf, deren Größe geeignet war, den Ton einer über ihre Oeffnung gehaltenen Stimmgabel sehr stark zu resoniren. Wurde nun Wind durch diese Röhre getrieben, so zeigte sich in der Intensität der Schallverstärkung des Stimmgabeltones durch die mittönende Luftsäule kein Unterschied, das Gebläse mochte in Ruhe oder Thätigkeit sein. Begreiflich ist, daß der Ton bei heftigem Wind durch dessen Rauschen übertönt wurde. Es zeigte sich also, daß die stehenden Schwingungen der Luftsäule trotz des fortwährenden Ortswechsels ihrer Moleküle durchaus nicht beeinträchtigt wurden. Desgleichen bohrte ich eine offene Labialpfeife seitlich an, und fügte ein elastisches Rohr in diese Oeffnung, welche mit dem Gebläse in Verbindung gesetzt wurde, während ich die Pfeife mit dem Mund anblies. Der Ton blieb derselbe, mochte durch die Seitenöffnung der Wind stark oder schwach oder gar nicht in die Pfeife getrieben werden.

Demnach erfolgen die Tonschwingungen in einer bewegten Luft mit unveränderter Regelmäßigkeit, wie im Großen bei den vielfachen und oft so tumultuarischen Bewegungen der Luftschichten, wenigstens auf gewisse Entfernungen, die Fortpflanzung des Schalles ungestört von Statten geht. Ja diese letztere kann sogar durch die Bewegung des Fortpflanzungsmittels unterstützt werden, indem die Geschwindigkeit, mit welcher die Luftmoleküle bei dem Schallschwingen »durch die Geschwindigkeit des bewegten Mediums selber eine additive Vermehrung erleidet«, wie sich Doppler hierüber ausdrückt [1]).

Wir haben bisher Zungen als solche tönende Massen bezeichnet, welche, an sich starr oder durch äußere Kräfte gespannt, unter dem Einfluß eines Luftstromes schwingen. Dieser allgemeine Begriff muß mehr eingeengt werden; denn die Saite einer Aeolsharfe tönt ebenfalls, wenn der Wind über sie hinstreicht, der Modus ihrer Schwingungen, sowie die Art und Weise des Ansprechens der Töne ist aber hier ganz anders.

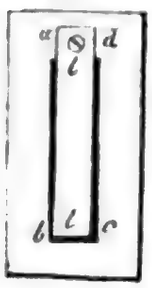
Der Name Zunge rührt von der Form der Metallplättchen im Verhältniß zu ihrer nächsten Umgebung her, in welcher sie sich bei den sogenannten Zungenwerken befinden. Ich brauche bloß an die Form der Maultrommel oder der Mundharmonika zu erinnern, um das Bild einer derartigen Vor-

[1]) Poggendorff's Annal. LXXXIV. S. 264.

Digitized by Google

richtung hervorzurufen. Das Wesentliche an diesen Instrumenten ist ein Stahl- oder Messingblättchen, Fig. 129 *ll*, welches an seinem einen Ende (*a d*) befestigt, am anderen (*b c*) frei, innerhalb eines Rahmen schwingen kann, von welchem es mit Ausnahme der Befestigungsstelle ringsum etwas absteht. Form und Befestigungsweise gab dem Metallblatt den Namen Zunge. Länge und Stärke der Zunge bestimmen ihren Ton, welcher durch den aus dem Mund ausströmenden Wind der Zunge entlockt wird.

Fig. 129.



Nach demselben Princip sind die sogenannten Mundstücke verschiedener Blasinstrumente construirt, Fig. 130. Sie bestehen aus metallenen halben, hohlen Cylindern *a b c d f*, welche

Fig. 131.

Fig. 130.

am einen Ende offen, am entgegengesetzten geschlossen sind. Statt der zweiten Cylinderhälfte ist eine ebene, nicht ganz schließende Platte *h g m n* angebracht, welche so viel Spielraum hat, daß sie in das Cavum des Cylinders noch etwas hineinschwingen kann. Diese Platte ist die Zunge, und die Ränder des Halbcylinders vertreten die Innenränder der Rahmen der zuerst genannten Zungenwerke; hier bildet der Rahmen zugleich ein Rohr, durch welches die Luft aus- oder eintreten kann, je nach der Seite, von der aus das Mundstück angeblasen wird. Im einen Fall trifft die verdichtete Luft die Außenfläche, im anderen die Innenfläche der Zunge, und der Wind dringt im einen Fall in die Röhre hinein, im anderen aus ihr heraus, welche Unterschiede an sich keine Veränderung der Zungentöne erzeugen. Bei den Zungenpfeifen der Orgeln ist ein solches Mundstück *a*, Fig. 131, in einen hohlen Cylinder mittelst des Stopfens *b* eingesetzt.

Diese Zungen schwingen ganz frei, indem sie nirgend an dem Rahmen anschlagen, und werden deshalb auch durchschlagende, oder einschlagende, oder frei schwingende Zungen in der Technik genannt, im Gegensatz zu den nur nach außen frei beweglichen Zungen, bei welchen die Seitenränder der Zunge auf dem Rahmen oder der Rinne aufschlagen, so oft ihre bei dem Anblasen erlangte beschleunigte Geschwindigkeit sie in den Hohlraum der letzteren hineintreiben will. Jede Schwingung der Zunge ruft also ein das Aufschlagen begleitendes Geräusch hervor, was den Klang der Zunge rauh und schreiend, schnarrend macht, woher der Name »Schnarrwerke«, welche solche aufschlagende Zunge haben.

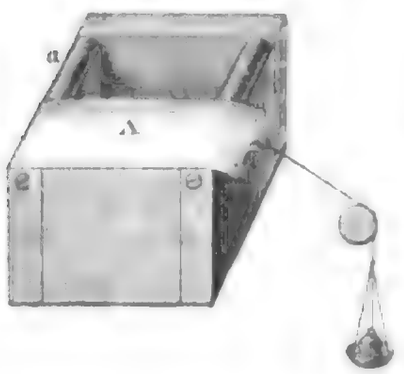
Den starren oder festen Zungen gegenüber stehen die nur durch Spannung tönend werdenden, membranartigen Zungen, welche aus Kautschukplatten oder thierischen Häuten gebildet werden können, und entweder als einlippige oder zweilippige Zungen zu den Versuchen sich eignen, je nachdem eben nur eine oder zwei einander gegenüberliegende Membranen durch den Windstrom in Schwingungen versetzt werden.

Digitized by Google

solcher Membranen kann sehr verschieden sein, und je nachdem bekommt man auch in vieler Beziehung sehr verschiedene Resultate. Entweder nämlich werden die Zugkräfte an zwei Seiten angebracht, dann ist die Spannung ähnlich der einer Saite, oder es wirkt der Zug gleichmäßig an allen Rändern mit Ausnahme dessen, welcher in Schwingungen gerathen soll: dann ist die Spannung mehr paukenfellartig, oder es ist die Spannung ungleichmäßig, und vor Allem: es ist der Rand weniger oder stärker gespannt als der übrige Theil der Membran.

Die Größe der Spannung durch die Gewichte zu bestimmen, wie dies bei der Saite des Monochord so leicht geschieht, ist hier sehr schwierig, mit einiger Sicherheit eigentlich nur bei der Spannung in einer Richtung ausführbar. Ich benutze dazu kurze 1 Zoll hohe viereckige Kästchen, welche auf den Windcanal aufgesetzt werden. Zwei ihrer oberen Ränder (Fig. 132 *a a*) sind aus Stahlrollen gebildet, welche in feinen Spitzen laufen, und über welche hin die Membran *A* gelagert wird. Bei einlippigen Zungen ist die Hälfte der Oeffnung mit einem scharfkantig zugeschnittenen Korkholz gedeckt, die andere Hälfte offen, und die Membran liegt mit ihrer unteren Fläche in derselben Ebene, in welcher mit ihrer oberen das Korkholz gelegen ist. Nahe bei dieser Vorrichtung ist auf dem Gebläsetisch ein Stativ festgeschraubt, welches eine verschiebbare mit einem Knie versehene, breite Pincette trägt (ein für allemal »Stativpincette« genannt), in welche eine auf der Unterfläche mit Leder gefütterte Zinnplatte eingeklemmt ist. Auf der einen Seite der Zungenpfeife ist die Membran fixirt, ihr anderes Ende in einer passenden Klemme festgehalten, welche die Breite des Bandstreifens hat. Vom Haken der Klemme aus läuft eine Schnur über eine Rolle und trägt die Wagschale mit den Gewichten. Der Bandstreifen ist nie breiter als der ungedeckte Theil der Pfeifenoberfläche und liegt noch ganz auf der Kantenrolle derselben auf, ohne über deren hinteres Ende, wo die Spitze der Stellschraube eingreift, herüberzuragen. Werden nun zuerst Gewichte aufgelegt, so dehnt sich das Band, und zwar mit Hülfe der Frictionsrolle der Pfeife an allen Punkten ihrer Länge gleichmäßig. Die vorher zurückgeschlagene Zinnplatte wird sodann mittelst der Pincette gegen den hinteren Rand des Bandes angedrückt und so dessen Schwingung verhindert, während eine solche jetzt nur an dem vorderen möglich ist. Nun kann der Ton bestimmt werden, das Knie der Stativpincette wird zurückgeschlagen, eine neue Last aufgelegt, dadurch das Band auf's Neue gedehnt, die Zinnplatte wieder genau dem hinteren Rande des Bandes angedrückt, der Ton wieder bestimmt, und so fort. Der Manometer am Windkasten giebt den Werth der Windstärke durch den Stand seiner Wassersäule an.

Fig. 132.



Eine paukenfellartige Spannung durch bestimmte Gewichte herzustellen, wobei diese wirklich den Ausdruck mit einander vergleichbarer Größen abgegeben hätten, habe ich auf die verschiedenste Weise versucht, ohne zu einem befriedigenden Resultate gelangt zu sein, weil die Reibung weder bei vier-

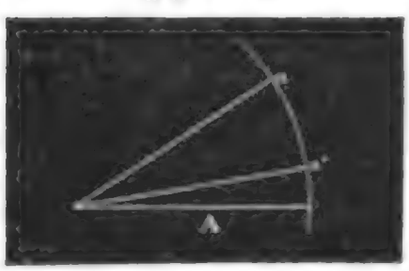
Digitized by Google

kantigen noch runden Windröhren an allen Punkten des zu überspannenden Randes gleichzeitig und gleichmäßig zu vermeiden war.

Die Methode, die Ränder für sich zu spannen, ist am einfachsten, indem die Klemmen eben so angelegt werden, daß sie nur bestimmte Stücke des schwingenden Membranrandes festhalten und mittelst angehängter Gewichte dehnen.

Nun kommt bei den membranösen Zungen in dieser Beziehung noch eine weitere Kraft in Betracht. Wir werden bald erfahren, daß man solche Zungen auch mittelst des Tubulus ansprechen kann, wobei man dessen Oeffnung gegen den freien Zungenrand hält; oder in den anderen Fällen, daß der Windstrom zunächst gegen die eine oder andere Fläche der Membran gerichtet ist, wie immer da, wo man die Zungenpfeife z. B. mit einem Gebläse zum Tönen bringt. Wenn man hiebei die Membran sich segelförmig aufblähen sieht, wie namentlich bei den geringen Graden der Belastung, so kann man die durch den Wind vermehrte Dehnung des Bandes mit dem Auge verfolgen. Man sieht, daß sie bis zu einem gewissen Grade mit der Stärke des Windstromes zunimmt, und man muß diesen offenbar als eine die durch die Gewichte bedingte Spannung verändernde Größe in Rechnung ziehen. Nun ist es aber nöthig, diese dadurch complicirter werdenden Verhältnisse mehr in das Detail zu verfolgen. Legt man ein Kautschukblatt ohne Weiteres auf die Oeffnung des Windcanales, so wird es durch den Windstoß fortgeweht. Ist es an einer Seite festgehalten, so geräth es in flatternde Bewegung. Der Wind ist also im Stande, ein Gewicht zu bewältigen, dessen Größe in diesen Fällen gleich ist dem Gewichte des Blattes. Nun kann man an der der fixirten Seite desselben gegenüberliegenden ein weiteres Gewicht anbringen, welches, wenn auch noch so wenig, das Band dehnt, und um so mehr dehnt, je größer es ist. Der Luftstrom ist jetzt nicht mehr im Stande, eine flatternde Bewegung des Bandes mit demselben Umfang der Excursionen herbeizuführen wie damals, als noch kein weiteres Gewicht an dem Bande gehängt hatte. Denn nun haben wir ein um die Größe des angehängten Gewichtes schwereres System einarmiger Hebel, welche bewirkt, daß der einen Augenblick als vollkommen starr gedachte Körper *A* durch den gleich starken Windstrom nicht mehr wie früher bis zur Grenze *a* Fig. 133, sondern etwa nur bis zu der von *a'* gehoben werden kann. Bei einem gewissen Verhältniß der Windstärke zu der Belastung kann auch die geringste Bewegung durch jene vollkommen unmöglich gemacht werden.

Fig. 133.



Ist der Körper *A* elastisch und zwar: besitzt er eine sehr geringe, aber sehr vollkommene Elasticität, so ändern sich die Verhältnisse Statt des Endpunktes wählen wird einen etwa in der Mitte des Bandes gelegenen, *b*, Fig. 134. Sind spannende Kräfte vorhanden, z. B. wie in *c*, so wirken auf den Punkt *b* zwei Factoren ein: die Elasticität, welche eine Entfernung des Punktes *b* nach *c* hin zu verhindern sucht, und der Zug, welcher ihn nach *c* hin zu bewegen strebt, wodurch also *b* gegen *c* hin wirklich nur so weit fortzurücken im Stande ist, als der Unterschied dieser beiden Kräfte es erlaubt. Kommt nun noch eine dritte Kraft hinzu, nämlich der Windstrom, der in der Richtung *db* wirkt, so wird *b* (jetzt der Mittelpunkt des durch Gewichte gespannten

Digitized by Google

Randes) durch den Wind allein von *b* etwa nach *d'* gehoben. Der span-

Fig. 134.

Fig. 135.

nende Zug und die elastischen Kräfte sind jetzt balancirt, und auf den Punkt *b* (Fig. 135) wirken zwei direct entgegengesetzte Kräfte von gleicher Größe. Ist nun *b d'* entsprechend der Windstärke, so haben wir rechtwinklig gegeneinander gerichtete Kräfte und zwar erstens *b c* und *b d'* und zweitens *b d'* und *a b*; *a b* und *b c* heben sich als bewegende Kräfte auf, und dem Windstrome stellt sich das um das spannende Gewicht vergrößerte Gewicht des Bandes entgegen, so daß also das ganze Band und auch der Punkt *b* mit dem Unterschiede der Last und der Windstärke gehoben würde, etwa nach *d''*, wobei wir uns natürlich einen Augenblick das Band an keinem Punkte fixirt denken; ist aber *a* fixirt, so würde, wenn *a c* nicht elastisch wäre, *b* natürlich in einem bestimmten Verhältniß weniger hoch gehoben als *c*; *c* also von allen Punkten am höchsten. Der aus dem engen Canal hervorgedrängte Wind wirkt auf die ganze Fläche des elastischen Bandes gleichmäßig; da es aber biegsam ist, wird es, wenn *c* auch nur um ein Kleines weniger beweglich ist als die übrigen Punkte, zu einer gekrümmten Fläche erhoben, so daß der Punkt *b* am höchsten steigt. Ob nun der Endpunkt *c* gegen *a* hin zugleich bewegt wird oder nicht und um wie viel im ersteren Falle, hängt von dem Elasticitätsgrade des Bandes und von der Größe des Gewichtes im Verhältniß zur Windstärke ab. Eine geringe Bewegung in diesem Sinne ist auch bei der größten Belastung, so lange diese nicht geradezu unendlich wird, theoretisch nothwendig; allein die unvermeidliche Reibung bei einem aufliegenden Bande, wie in unserem Falle, läßt bei gewissen Belastungen den Punkt *c* unbewegt, während die mittleren Stücke des Bandes sehr stark gedehnt, also verlängert werden. Ich habe hierüber einige Versuche angestellt, um mich über diese Verhältnisse experimentell zu orientiren, da mancherlei Umstände hiebei zu wenig sicher bestimmbar waren, als daß ihre Zusammenwirkung einer theoretischen Betrachtung hätte unterworfen werden können.

Ich spann aus Kautschuk einen kaum $\frac{1}{2}$ Millimeter im Durchmesser haltenden Faden, hing ihn oben an dem Haken der S. 518 beschriebenen Meßvorrichtung auf und befestigte an seinem unteren Ende eine leichte Wagschale. Dieselbe Pfeife mit den Frictionsrollen, deren ich oben Erwähnung gethan, wurde so an dem dünnen elastischen Faden unbeweglich aufgestellt, daß derselbe den Frictionsrollen eben anlag. In der Mitte zwischen diesen beiden ward ein Seidenfaden um den elastischen geschlungen, welcher durch die Achse der Pfeife hindurch über eine Rolle weglief und eine Wagschale trug, deren Gewicht der anderen Wagschale genau gleich war. Die an dem elastischen Faden befindliche wurde belastet und dadurch derselbe gespannt. Der Grad

Digitized by Google

der Dehnung, d. h. der Stand des unterſten Punktes des elaſtiſchen Fadens, vor der Spiegelſcala notirt, darauf wurde die zweite Wagſchale belaſtet, wodurch alſo der elaſtiſche Faden in das Innere der Pfeife mehr oder weniger hereingezogen wurde, und beobachtet, um wie viel jenes unterſte Ende des elaſtiſchen Fadens ſich dadurch hob. Die einzelnen Zahlendata intereſſiren uns hier weniger, als das allgemeine Reſultat, daß, wenn auch die erſte Wagſchale ſehr beträchtlich beſchwert war, z. B. mit 40 Grammen, die Belaſtung der zweiten Wagſchale mit weniger als einem Gramm noch immer eine kleine meßbare Erhebung des Endpunktes des elaſtiſchen Bandes herbeiführte. Somit war alſo die Friction des elaſtiſchen Fadens an der Rolle eine ſehr geringe.

Nun kam der Parallelverſuch mit dem elaſtiſchen Bande an die Reihe. Die Breite deſſelben betrug 10 Millimeter. Die Art der Spannung und Lagerung auf den Frictionsrollen der Pfeife war die oben beſchriebene, nur war die Klemme durch Gegengewichte gewichtlos gemacht und trug einen 12 Centimeter langen feinen Draht, welcher, dicht unter der Klemme in einer koniſchen Vertiefung ſtehend, als ſehr langer Hebelarm vor einem Gradbogen ſpielte und dadurch die leiſeſte Bewegung des Endpunktes des Bandes mit beträchtlichem Ausſchlage anzeigte. Die mit der Klemme in Verbindung ſtehende Wagſchale ward mit verſchiedenen Gewichten belaſtet, und ebenſo die das Band in Schwingungen verſetzende Windſtärke verſchieden variirt. Hiebei zeigte ſich, daß erſt von dem Grade der Belaſtung an, bei welchem der Inder vollkommen unbeweglich ſtand, die Möglichkeit eintrat, das Band in eine tönende Vibration zu verſetzen. Daß früher nicht ſowohl die geringe Belaſtung als vielmehr allein die Verſchiebbarkeit die Urſache des Nichttönens war, ergab ſich aus Folgendem. Die Schnur, welche von der Klemme aus über die Rolle zur Wagſchale lief, ging zwiſchen den Schenkeln einer zweiten feſtgeſchraubten Stativpincette hindurch, welche durch eine Stellſchraube im Moment gegeneinander gedrückt werden konnten und dann die Schnur feſthielten.

Hatte man die Wagſchale mit einem Gewichte belaſtet, welches nicht ausreichte, eine derartige Friction des Bandes auf der Rolle herbeizuführen, daß der Endpunkt des Bandes bei dem Vorbeiſtreichen des Windes unverrückbar geblieben wäre, in welchem Falle alſo auch kein Ton entſtand, ſo trat ein ſolcher auf, wenn man durch das Schließen der Pincette die Schnur, Klemme und dadurch den Endpunkt des Bandes feſthielt. Auch überzeugte ich mich, daß der bei einer gewiſſen Belaſtung des Bandes erzeugte Ton vollkommen gleich blieb, jene Pincette mochte die Klemmſchnur gefeſſelt halten oder vollkommen frei laſſen.

Iſt alſo zum Tönen eines Bandes nothwendig, daß ſeine beiden Endpunkte fixirt ſind, ſo muß ſich, wo dieſe Fixirung durch lebendige Kräfte, alſo durch Muskelcontraction geſchieht, dieſe genau den Intenſitätsgraden der Windſtärke accommodiren. Nun geſchieht dieſe Einſtellung durch die Muskelthätigkeit nur an dem einen Endpunkte des Stimmbandes, während behufs der Beweglichkeit aller Theile des Kehlkopfes die Fixirung des anderen Endes durch Bänder geſchieht, welche eine nicht unbeträchtliche Elaſticität beſitzen, ebenſo wie auch die Subſtanz des Schildknorpels eine ſehr große Elaſticität hat. Es fragt ſich alſo, welchen Einfluß hat etwa eine derartige Anordnung, wenn wir ſie künſtlich wiederholen? Man kann auf zweierlei Weiſe zu Werke gehen: entweder man verbindet das eine Bandende mit einer unausdehnſamen Schnur und befeſtigt an dieſe die ſpannenden Gewichte, während das andere Ende an einem elaſtiſchen Körper befeſtigt iſt; oder der letztere iſt unelaſtiſch, und man ſchaltet in die Schnur einen elaſtiſchen Riemen ein.

Indem ich auf die letztere Weise experimentirte, fand ich, daß der Ton des Bandstreifens nicht verändert wurde, so lange die Größe der Elasticität an dem eingeschalteten Riemen beträchtlicher war als an dem Bandstreifen, es mochte durch den Schluß der Stativpincette das Ende des letzteren festgehalten sein oder nicht, obgleich im letzteren Falle nothwendig eine mit den Erschütterungen des elastischen Riemens isochrone Verrückung dieses Endpunktes eintreten mußte, welche jedoch immer wieder dazwischen und zwar genau den Wendepunkten der Schwingung entsprechend periodisch durch die elastische Rückwirkung des fixirenden Riemens ausgeglichen wurde.

Hieran knüpfen sich unmittelbar noch einige Betrachtungen an. Wir wollen drei Fälle annehmen und das Endresultat in jedem soll eine gewisse Spannung, also Dehnung eines elastischen Bandes sein. Im ersten Falle sei der eine Endpunkt des Bandes unverrückbar fixirt; dann werden gewisse Gewichte im Stande sein, das Band bis zu dem geforderten Grade zu dehnen. Im zweiten Falle sei der Endpunkt des Bandes nicht unverrückbar fixirt, sondern an einem ebenfalls dehnsamen (elastischen) Körper befestigt, dessen Elasticitätsmodulus *größer* ist als der des Bandes, auf dessen Spannung es zunächst ankommt; dann wird das Gewicht benutzt, zuerst den zweiten elastischen Körper bis zu seiner Elasticitätsgrenze hin auszudehnen, und dann erst dazu verwandt, das fragliche Band zu dehnen, was somit durch dieselben Gewichte wohl bis zu demselben Grade geschehen kann wie im ersten Falle; allein es wird die beabsichtigte Dehnung später erreicht, jedoch um so weniger spät, je weniger ausdehnsam der zweite Körper ist, an welchem das zu dehnende Band befestigt ist. Im dritten Falle sei das Band wieder an einem elastischen Körper befestigt, dessen Ausdehnbarkeit aber ungleich größer ist als die des ersteren. Hiebei kehrt sich das Verhältniß um, indem jetzt die Last ihren Angriff gegen den dehnsameren Körper zuerst kehrt und um so später gegen den weniger dehnsamen, je später die Elasticitätsgrenze des ersteren erreicht wird.

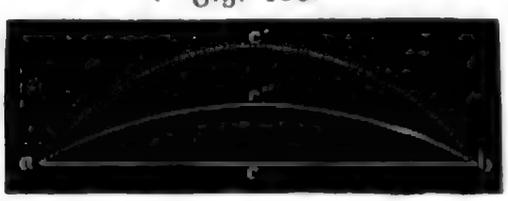
Das heißt also: jede spannende Kraft von einem bestimmten Werthe greift an der membranösen Zunge um so präciser an, je mehr der eine Endpunkt derselben fixirt ist. So finden wir auch bei dem Kehlkopfe das Ligamentum cricothyreoideum gegenüber den Stimmbändern mit einem viel höheren Elasticitätsmodulus und größeren Querschnitt ausgerüstet, um jede Muskelkraft *sofort* gegen die Stimmbänder wirken zu lassen.

Bisher wurden bloß die beiden Enden des Bandes berücksichtigt; nun haben wir noch den Rand übrig, dessen sämmtliche Punkte vollkommen frei sein müssen, wenn das Band in diejenige tönende Schwingung gerathen soll, welche seiner Masse, Länge und Spannung entspricht, welche also mit dem Namen »Grundton« belegt wird. Dieser Rand kann wiederum durch verschiedene Kräfte verlängert werden, nämlich durch die spannenden Gewichte (oder ihnen entsprechende Kräfte), oder durch den Windstoß, oder durch beides zugleich. Die Verlängerung geschieht in den beiden Fällen auf verschiedene Weise. Im ersten so, daß die sämmtlichen Punkte in der Linie und Ebene sich von einander entfernen, in welcher die Endpunkte gelegen sind, im zweiten so, daß der Mittelpunkt am weitesten aus dieser horizontalen Linie ausweicht, der Rand somit eine Bogenlinie darstellt; gleichzeitig wird derselbe aber durch die Gewalt des ausströmenden Windes gegen den Körper des Bandes umgebogen, geht also aus seiner ursprünglichen Verticalebene in eine andere über. Den näheren Verfolg des Entstehens dieser Ausbeugung werden wir später vornehmen. Hier muß nur erwähnt werden, daß dieselbe

Digitized by Google

nicht über eine gewisse Grenze getrieben werden darf, wenn das Band noch tönen soll; und vor Allem ist zu entscheiden, ob in dem Moment, in welchem der Rand sich auf- und umbiegt, die Windstärke an Kraft verliert, und zwar ob in dem Maaße als die Krümmung wächst. Die Ausbeugung ist die Folge eines Druckes, dessen Werth abhängig ist von der Größe des Impulses, welcher die Luft in Bewegung setzt und von den Widerständen, welche sich dem Ausströmen der Luft entgegenstemmen: er ist also vergleichbar dem Seitendruck, welchen eine durch eine Röhre strömende Flüssigkeit auf die Wandungen des Gefäßes ausübt. Dieser schwankt mit der Größe der Oeffnung, durch welche das tropfbare oder elastische Fluidum entweicht, und sinkt um so mehr, je größer diese wird. Haben wir nun ein elastisches Band mit seinem freien Rande bis zur Bildung einer schmalen spaltförmigen Ritze dem festen Gegenlager genähert, so wird dieser Druck bei dem ersten Beginn des Ausströmens am größten sein, in dem Moment aber abnehmen, in welchem die Oeffnung vergrößert wird, wenn die Vergrößerung der Oeffnung von einer anderen als dieser Druckkraft selbst abhängig gedacht wird, wenn sie z. B. durch das weitere Oeffnen eines Hahnes mittelst der Handbewegung geschieht. Ist dieses aber nicht der Fall, sondern geschieht die Erweiterung der Oeffnung durch den Druck einer ausströmenden unelastischen Masse, so kann sich durch die Vermehrung des Abflusses nichts an dem Drucke ändern, welcher auf dem Bande lastet, denn die Biegung desselben ist genau der Kraft entsprechend, welche die Biegung verursacht. Ist sie also so groß, daß die gerade Linie des Randes acb, Fig. 136 in die gekrümmte $ac'b$ übergeht, so wird, um diesen Bogen trotz der vergrößerten Oeffnung zu erhalten, eine größere Pression nothwendig als die ist, welche den Bogen $ac''b$ herzustellen vermag. Um also eine bleibende Biegung oder Dehnung des Bandrandes zu erzielen, ist eine dem Elasticitätsgrade des Bandes entsprechende Pression nothwendig, welche mit der Vergrößerung der Oeffnung wachsen muß, ohne daß umgekehrt die letztere dabei eine Verminderung des Druckes auf die Bandfläche ausüben könnte, denn diese würde sofort eine Abflachung des Bogens zur Folge haben, von welcher wieder die Verkleinerung der Oeffnung und Verstärkung des Druckes abhängig wäre. Die Verhältnisse müssen aber andere werden, wenn der Druck von einer elastischen Masse, der Luft, ausgeht, wovon später. Die absolut dehnende Kraft des Windes für eine bestimmte Biegung ist bedingt durch die Intensität des Impulses, welcher die Luft in Bewegung setzt, und zweitens durch die Widerstandsgröße, welche das elastische Band dem Winde entgegensetzt, also durch den Elasticitätsmodulus und die Spannung des Bandes, wobei an den thierisch elastischen Geweben, wie früher weitläufig auseinandergesetzt worden ist, die Spannung den Elasticitätsmodulus selbst wesentlich bestimmt. Bei der einen individuellen Organisation kann also derselbe Bogen schon durch eine Windstärke hergestellt werden, welche bei einer anderen dies noch nicht vermag, und die Vergrößerung des Bogens nimmt nicht in einem einfachen Verhältnisse mit der Pression zu, sondern je größer bereits der Bogen, um so stärker muß die Pression wachsen; denn je größer die vorausgegangene Dehnung, um so größere Kraft wird verlangt, diese Dehnung um ein Bestimmtes weiter zu treiben. Nimmt der Elasticitätsmodulus mit den Dehnungsgraden zu, so muß selbst durch den verstärkten Windstrom

Fig. 136.



Digitized by Google

eine Verkleinerung des Bogens herbeigeführt werden, welcher durch denselben Windstrom bei einer geringeren Spannung erzeugt wurde. Wir denken uns einen derartigen Körper, also ein beliebiges Stück eines thierisch elastischen Gewebes, durch Gewichte gespannt; in der Mitte seiner Länge greife eine zweite Zugkraft an, welche ebenfalls einem bestimmten Gewichte entspricht: so wird eine Ausbeugung des elastischen Gewebes an dieser Stelle entstehen. Das spannende Gewicht werde vermehrt, so wird das zweite jetzt nicht mehr im Stande sein, die vorige Ausbeugung herzustellen, sondern diese wird geringer sein als im vorigen Falle. Nun bleibe aber das Gewicht, welches spannt, dasselbe, das, welches die Ausbeugung verursachen soll, werde durch irgend einen Mechanismus in rascher Folge in und außer Wirksamkeit gesetzt, und zwar mit einer solchen Schnelligkeit, daß die ursprüngliche Linie nicht mehr in den einzelnen Pausen hergestellt wird, so ist die von dieser, wie man es nennen könnte, neuen mittleren Gleichgewichtslage aus durch das Gewicht verursachte Beugung um so geringer, je größer dieses Gewicht ist; denn jene neue rückt um so weiter von der ursprünglichen ab, je mehr das Gewicht zunimmt; das Gewebe verharrt also, auch während das Gewicht nicht zieht, in einer größeren Dehnung, und von dieser ab vermag dasselbe Gewicht immer geringere Grade weiterer Ausbeugung hervorzurufen, je mehr eben mit der Dehnung der Elasticitätsmodulus wächst, bis diese Ausbeugung zuletzt unendlich klein und nicht mehr wahrnehmbar wird.

Hieraus sieht man schon vorläufig, wie eine anfänglich zu starke Spannung des elastischen Bandes oder eine durch zu starken Wind verursachte Dehnung jede Möglichkeit einer Tonschwingung an dem Bande aufzuheben im Stande ist.

Zu geringe Spannung des Randes hat übrigens den gleichen Erfolg, wobei hauptsächlich das Umschlagen desselben die Ursache abgiebt; es gehören dazu jedoch lange Bänder, an den kürzeren beobachtet man derartiges viel seltener.

Kommt es nicht auf die Vorausbestimmung der Spannungsgrade durch Gewichte an, so geschieht die Befestigung der Membranen mittelst Ligaturen und unter Zuhülfenahme von kleinen Holzkeilen, welche man an den Seiten vierkantiger Pfeifen zwischen Ligatur und Membran einschiebt.

In den bisher betrachteten Fällen war das Band horizontal gelagert, die Achse des Windrohres also senkrecht auf die Fläche der Membran gestellt.

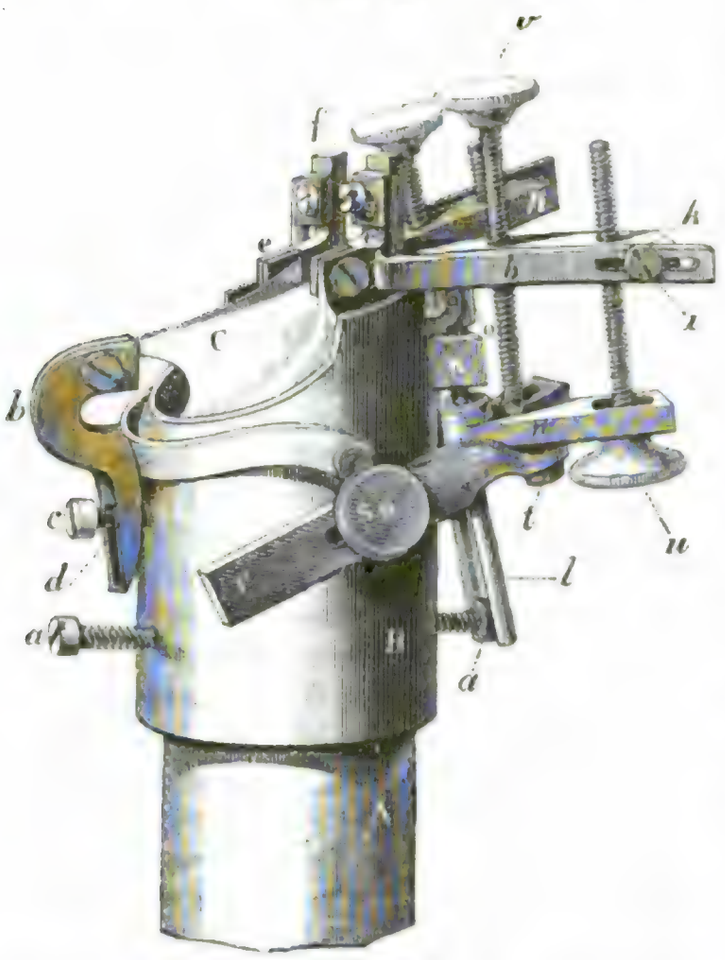
Die Methode der Spannung geneigter Membranflächen verlangt complicirtere Apparate und es sind solche bereits häufig schon beschrieben und abgebildet; ich bediene mich des von Müller[1]) angegebenen einfachen Apparates oder des complicirteren künstlichen Kehlkopfes, dessen man zur Controle für manche an dem natürlichen Präparate gemachte Beobachtungen häufig braucht, und welchen ich ein für allemal hier unter dem Titel: »künstlicher Kehlkopf« beschreiben will. Ich habe demselben eine Construction gegeben, bei welcher es möglich ist, alle Formen der Stimmritze, wie sie an dem Kehlkopfe des Lebenden möglich sind, hervorzurufen, zweitens die Art der Stimmbandspannung in doppelter Weise auszuführen, entsprechend erstens der Wirkung der Muskulatur an der Vorder- und zweitens an der Hinterfläche des Kehlkopfes. Die beigefügte Figur (Fig. 137 a. f. S.) giebt den aus Messing gearbeiteten Apparat in natürlicher Größe[2]). Das Rohr *A* vertritt die Stelle der Luftröhre und dient als Träger für die elastische Röhre, welche auf sie aufgebunden wird und bei *C* in die Stimmbänder endigt.

[1]) Physiologie ꝛc. [2]) Dieser Apparat ist vom Mechanikus Stollenreuther in München ausgeführt und um den Preis von 14 fl. bei ihm zu kaufen.

Digitized by Google

Dazu können größere Venen oder Kautschukröhren dienen. Dieses Rohr *A* wird mittelst der Stellschrauben *a a* innerhalb des Röhrenstückes *B* gehalten, welches die Stelle des Ringknorpels vertreten kann, eigentlich aber nur den Körper für den Spannapparat abgiebt. Am einfachsten ist die Spannung der Bänder durch Zug an ihrem vorderen Ende. Dazu dient das Stück *b*, in dessen oberem Ende die Bänder festgeklemmt werden. Innerhalb des durch den Schlitz *d* gegönnten Spielraumes kann dieses Stück durch die Schraube *c* in jeder beliebigen Lage festgestellt werden.

Fig. 137.



Viel complicirter ist der Mechanismus für die Messingstücke *e k*, welche die Gießbeckenknorpel vertreten. Diese Stücke haben drei wesentliche Theile zur Anlage der Achsen, um welche die Drehungen geschehen müssen, und einen Theil, welcher zur Befestigung des hinteren Endes je eines Stimmbandes dient; alle diese Theile bilden zusammen zwei Messingstücke, von denen ich das längere den Gießbeckenhebel (*k*), das kürzere den Gießbeckenkörper (*e*) nennen will. In der ferneren Beschreibung halte ich mich zuvörderst an die verschiedenen Drehungsachsen. Die Drehungsachse des Körpers geht durch die innere Kante von *f*. Die Drehung des ganzen Körpers wird durch folgenden Mechanismus möglich: An der vorderen Fläche des Körpers ist das Messingstück *g* angeschraubt, dessen unterer Zapfen in einem Loche der Messingstange *h* sich dreht, wenn diese selbst vor- oder rückwärts geschoben wird. Mittelst der Stellschraube *i* kann dieses Messingstück an dem Gießbeckenhebel *k* unverrückbar befestigt werden. Durch eine solche Verschiebung von *h* vor- und rückwärts bewegt sich die Spitze des Körpers *e* nach außen oder innen, und je nachdem kann die Stimmritzenform (Fig. 123) I oder IV hergestellt werden, wenn nämlich die Hebel *k k* in parallelen Vertikalebenen stehen.

Die erste Drehungsachse des Hebels *k* steht fest und wird durch den Stahlstift *l* gebildet, welcher mit *m* fest verbunden ist, durch das Querstück *n* beweglich hindurchgeht und in eine oben convexe Platte *o* endigt, durch welche der Stift mit dem ausgehöhlten Stücke *q* des Hebels *k* in eine feste Verbindung für diese Drehung gebracht ist. Soll nun der Hebel *k* um diese Achse gedreht werden, so hat man die Messingstange *r* nur vor- oder rückwärts zu schieben, wobei sich das ganze Stück *m* und mit ihm *h* von außen nach innen oder umgekehrt bewegen läßt; denn der in *m* eingefügte Zapfen *l* dreht sich dabei in einem Loche, welches an dem hinteren Ende von

r angebracht ist. Die Schraube *s* dient zur beliebigen Einstellung und Fixirung. Ist also die Schraube *i* angezogen und dadurch der Gießbeckenhebel mit dem Gießbeckenkörper in bleibende Verbindung gebracht, so kann der letztere durch denselben Mechanismus nach aus- oder einwärts bewegt werden. Liegt jetzt das vorderste Ende des Körpers *e* mit dem hintersten Ende des Hebels *k* in einer Linie, so sind durch diesen Mechanismus die Stimmritzenformen (Fig. 123) I und III möglich. II wird möglich, wenn die Hebel *kk* möglichst convergirend und die Körper *ee* einander anliegend und parallel mit ihren Innenflächen eingestellt sind.

Die zweite Drehungsachse des Hebels geht durch *p*. Dies ist ein Stift, unbeweglich befestigt in *o*, dem Endstücke von *l*, um welchen sich ein unten abgerundeter Fortsatz *q* der Unterfläche des Hebels zu drehen vermag, wenn man nämlich den Endpunkt von *k* auf- und abbewegt. Dann geht die Spitze des Körpers *e* in entgegengesetzter Richtung auf und ab, entfernt oder nähert sich dabei dem vorderen Stimmbandende, in Folge dessen das Band rückwärts gespannt oder erschlafft wird. *u* und *v* sind Stellschrauben, durch welche jede Neigung des Hebels und Bandes fixirt werden kann.

b Die Erzeugung der Schwingungen

an den membranösen Zungen kann auf mannigfache Weise geschehen. Durch Zupfen wie an einer Saite werden nur sehr vorübergehende und immer fast oder ganz tonlose Schwingungen erzeugt; mittelst eines Windstromes, welcher entweder, aus einem Tubulus hervorgedrängt, gegen den Rand in der Richtung der Ebene des Bandes getrieben wird, oder eines solchen, welcher die Fläche des Bandes unter einem rechten oder spitzen Winkel trifft und welcher endlich, ehe er das Band getroffen oder nachher, durch einen Canal von beträchtlicher Länge strömt, also ein Wind- oder Ansatzrohr oder beide zugleich passirt. In allen diesen Fällen ist der Ton der Membran sonor und klangvoll, und nur Nebenumstände können hiebei durch Erzeugung von Geräuschen eine Verunreinigung des Tones erzeugen. Beide Arten der Ansprache der Zungen durch Windströme unterscheiden sich dadurch von einander, daß im ersten Falle der Luftdruck an beiden Seiten der Zunge gleich stark ist, im zweiten dagegen eine mehr oder weniger comprimirte Luftsäule auf die eine Fläche der Zunge wirkt.

Abstrahiren wir noch von den Differenzen der Schwingungsmengen, welche durch die Verschiedenheit der Anordnung in derartigen Zungenwerken hervorgerufen werden, so haben wir vor Allem den allgemeinen Modus der Schwingungen kennen zu lernen.

Es sind hier zwei Ansichten, welche von den bedeutendsten Autoritäten auf diesem Gebiete geltend gemacht worden sind und deren hier zunächst Erwähnung gethan werden muß. Weber[1]) hält die Töne der Zungenwerke nicht für solche, welche von der schwingenden Platte hervorgebracht werden, weil sie auf keine andere Weise, als eben durch den Luftstrom, sich erzeugen lassen; vielmehr wäre nach seiner Annahme die Art der Tonerzeugung derjenigen ähnlich, welche bei der Sirene stattfindet, bei welcher die Summation der einzelnen der Luft mitgetheilten Stöße das Ursächliche ist. Man denkt sich also die Zunge in ihrem Rahmen als eine Vorrichtung, bei welcher durch

[1]) Poggendorf, Annal. LXXXIV. S. 421.

Digitized by Google

die federnde Kraft der Zunge in rascher Aufeinanderfolge dem anströmenden Winde eine Oeffnung geboten wird, die sich ebenso rasch wieder schließt. Die Zunge wäre hienach also der nicht tönende Mechanismus, durch welchen die Continuität eines Windstromes in eine regelmäßige Periode von einzelnen Luftstößen umgesetzt wird, die auf unser Gehörorgan den Eindruck eines bestimmten von der Natur und dem Zustande der Zunge nur mittelbar abhängigen Tones macht.

J. Müller[1]) hält dagegen gerade die Zunge als wesentlich betheiligt bei der Erzeugung der Töne, indem er sich den Vorgang bei dem Entstehen des Tones folgendermaßen denkt: Der elastische Körper wird vor dem Winde hergetrieben; in dem Maaße, als dieses geschieht, wächst die Elasticität, bis endlich ein Moment kommt, in welchem die Elasticität der Geschwindigkeit desselben das Gleichgewicht hält, dann das Uebergewicht gewinnt und eine rückkehrende Bewegung einleitet, bis der schwingende Körper wieder in eine so große Nähe des Windstromes gelangt, in welcher er auf's Neue abgetrieben wird. So entstehen unter dem Regulativ der elastischen Kräfte regelmäßige Schwingungen der Zunge, welche als tönende Vibrationen dem umgebenden Medium sich mittheilen. Die tönenden Vibrationen der Zungen gehen nach dieser Annahme aus dem Conflict der äußeren die Zunge in Bewegung setzenden Kraft und der elastischen Rückwirkung gegen dieselbe hervor, und stehen in unmittelbarem Zusammenhange mit der Natur und dem Zustande der Zunge.

Bei dieser Sachlage schien es erlaubt, wenigstens den Versuch zu machen, diese Verhältnisse einer nochmaligen Untersuchung zu unterwerfen und dem Entstehen und Gange der Schwingungen nachzuspüren.

Ich knüpfe unmittelbar an das an, was ich oben (S. 616) über die nothwendigen Schwankungen des Seitendruckes gesagt habe, welche eintreten müssen, wenn eine unelastische Flüssigkeit durch eine Röhre bei abwechselnd weiter und enger Oeffnung ausströmt. Ich habe an einer Röhrenleitung, welche von einem 7 Fuß hohen Wasserbehälter aus gespeist wurde, eine Vorrichtung angebracht, an welcher die Oeffnung durch eine einlippige in der Luft stark und rein tönende membranöse Zunge gebildet war. Die gläserne Zungenpfeife befand sich in einem zweiten Glascylinder, welcher in ein weites elastisches unter Wasser tauchendes Rohr mündete. Dieses ganze System war mit Wasser gefüllt. An der Druckröhre befand sich ein Hahn, durch dessen Oeffnen und Schließen das Wasser mit einer seiner Fallhöhe entsprechenden Gewalt gegen die membranöse Zunge getrieben werden konnte. So oft dieses geschah, sah man das Band sich segelartig blähen und gebläht bleiben, bis der Hahn geschlossen wurde; niemals aber entstand eine Spur von rückschwingender Bewegung an der Zunge während der Strömung, der Hahn mochte schnell oder langsam geöffnet werden: nur dann konnte eine auf- und abgehende Bewegung an ihr wahrgenommen werden, wenn der Hahn geöffnet und geschlossen wurde, eine Bewegung, welche natürlich ganz unabhängig von der rückwirkenden Elasticität, vielmehr ganz allein abhängig von den Schwankungen des Wasserdruckes war.

Setzen wir nun an die Stelle des unelastischen Wassers Luft und lassen auf dieselbe einen allmälig sich mehr und mehr verstärkenden Druck wirken,

---

[1]) Physiologie. Bd. II. S. 174 ff.

Digitized by Google

ſo wird derſelbe einen Theil der Luft durch den Spalt zwiſchen Membran und Gegenlager hervordrängen und zugleich das elaſtiſche Band krümmen; denn entſprechend der vis a tergo, welche die Luft bewegt, muß der Druck auf die Unterfläche der Zunge wachſen. Die Luft aber iſt elaſtiſch, und mit der Differenz der elaſtiſchen Kräfte, welche die Membran und die Luft beſitzt, wird das Band gebogen und dem entſprechend die Luft unter dem Bande verdichtet. War nun aber ei. e mit einer gewiſſen Verdichtung der Luft verbundene Druckkraft nöthig, das Band zu dehnen, ſo wird in dem Augenblicke, in welchem dies geſchieht, die eingeleitete Verdichtung unter dem Bande vermindert dadurch, daß ſich die Ritze durch die Biegung erweitert und die Luft entweichen kann, ſomit alſo eines Theils des auf ihn laſtenden Druckes enthoben wird; es erfolgt alſo an derſelben Stelle, nämlich unter dem Bande, eine im Vergleich mit der vorausgegangenen Verdichtung eintretende Verdünnung der Luft; die Urſache der Biegung des Bandes fällt weg, und die elaſtiſchen Kräfte des Bandes können das Uebergewicht gewinnen und es mit beſchleunigter Geſchwindigkeit in den verdünnten Raum hineintreiben. Indem dieſes geſchieht, wird die Luft unter dem Bande verdichtet und übt einen neuen Druck auf das Band aus; ſie wird auch ſchneller und mehr verdichtet, wenn ein gegen das Band aufſteigender Luftſtrom unterhalten wird, als wenn eine ruhende Luftſchicht darunter befindlich wäre; demgemäß wird die Hebung des Bandes im erſteren Falle raſcher wieder eintreten; es kann aber auch kommen, daß das Band gar nicht mehr, ſo lange der Luftſtrom dauert, in die Ebene zurückzukehren vermag, in welcher es anfänglich gelagert war, vielmehr ſeine Schwingungen zwiſchen zwei Ebenen vollführt, welche beide jenſeits derjenigen befindlich ſind, in welcher das ruhende Band lag, was um ſo eher eintreten muß, je geringer im Verhältniß zum gegenſtrömenden Winde die Elaſticität des Bandes iſt.

Iſt alſo Verdichtung der Luft, Beugung der Zunge vom Windſtrome ab, Erweiterung der Ausſtrömungsöffnung, Verdünnung der Luft unter der Zunge, Rückſchwung der Zunge, Verdichtung der Luft unter ihr u. ſ. f., das allgemeine Schema, nach welchem die Schwingungen einer von der einen Fläche her angeblaſenen membranöſen Zunge erfolgen, ſo iſt es jetzt nöthig, dieſen verſchiedenen Momenten mehr im Einzelnen nachzugehen und vor Allem zu ſehen, in welcher Weiſe die nach der erſten Modification mit dem Tubulus angeſprochenen Zungen ſchwingen.

Man bläſt mit dem feinen Röhrchen in einer auf die Fläche der aufgeſpannten Membran ſenkrechten Richtung gegen deren einen Rand, oder von der Seite her quer über ihre Fläche hin[1]). In beiden Fällen iſt natürlich nicht von abwechſelnder Vergrößerung und Verkleinerung der Ausſtrömungsöffnung und davon abhängigem Wechſel der Luftdichtigkeit in der Nähe des Bandes die Rede, denn es gelingt die Anſprache ſowohl bei metallenen als membranöſen Zungen, wenn ſie auch nicht in Rahmen gefaßt ſind, deren einer Rand dem Zungenrande gegenüberläge[2]), vielmehr iſt es hier die Veränderung des Winkels, unter welchem der Luftſtrom den Zungenrand trifft. Denn je mehr das Band unter dem Einfluß eines ſeine Richtung und Stärke behauptenden Windſtromes gebogen wird, was die nothwendige Vorbedingung iſt, um ſo mehr geräth es aus der Direction des Windſtromes, und da dieſer

[1]) Cf. Windſeil a. a. O. S. 498.

[2]) Müller a. a. O. S. 150 ff.

Digitized by Google

mit einer gewiſſen Geſchwindigkeit als ſtoßender Körper wirkt, ſo kann der Membranrand vermöge ſeiner Dehnbarkeit in günſtigen Fällen ſelbſt über die Grenze des Windſtromes hinausgeworfen werden und alſo um ſo leichter vermöge ſeiner Elaſticität in dieſe zurückſchwingen, um auf's Neue wieder über ſie hinausgeworfen zu werden.

Wenn dem ſo iſt, ſo muß eine Vibration des Bandes auch durch die Strömung einer unelaſtiſchen Flüſſigkeit, welche unter ſonſt gleichen Verhältniſſen wie der Windſtrom die Membran trifft, zu Wege gebracht werden können. Um dies zu prüfen, ſpannte ich über einen Rahmen eine dünne Kautſchukplatte und überzeugte mich, daß ſie bei dem Anblaſen mit dem Tubulus in tönende Schwingungen gerieth. Hierauf wurde ſie mit ihrem Rahmen in einem weiten Glascylinder befeſtigt, dieſer in ein hohes mit Waſſer gefülltes Becherglas geſtellt, und dann ein aus der feinen Canule einer großen Injectionsſpritze mit gleichmäßigem Druck hervorgetriebener Waſſerſtrahl unter Waſſer gegen das Band geleitet. Dabei fand ſich, daß Vibrationen an dem Rande der Membran entſtanden, welche nur in Beziehung auf ihre größere Langſamkeit von denen verſchieden waren, welche in der Luft entſtanden; auch konnten dieſe Schwingungen immer nur dann unter Waſſer erzeugt werden, wenn dem Waſſerſtrahl genau die gleiche Direction gegen die Membran gegeben war, welche für den Windſtrom erfordert wurde, wenn ſie tönen ſollte.

Da es auf einen ſehr ſchmalen Windſtrich hiebei ankommt, deſſen wirkſamſte Grenze von dem ausweichenden Bande ſehr ſchnell überſchritten iſt, ſo wird die elaſtiſche Kraft dieſes nur ſehr wenig in Anſpruch genommen, und die Größe der Excurſion hängt vielmehr von den ſpannenden Kräften als von dem Drucke ab, welchen der Wind auf das Band verurſacht; auch wird der Rückſchwung des Bandes mehr retardirt ſein, als bei dem vorhin betrachteten Falle, weil er nicht von einer ihn begünſtigenden Luftverdünnung unterſtützt wird, denn der Wind ändert nur ſeine Richtung, nicht ſeine Dichtigkeitsgrade in der unmittelbaren Nähe des Bandes.

Verfolgen wir nun die einzelnen Acte der Schwingung, ſo haben wir es, indem wir jetzt immer, wo es nicht ausdrücklich anders bemerkt iſt, von der durch einſeitigen Druck erzeugten Schwingung reden, zuerſt zu thun

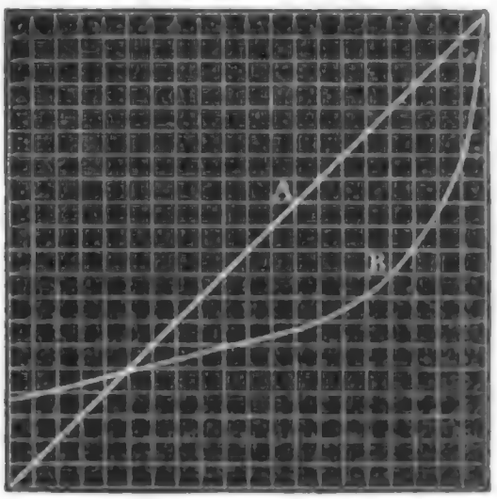
aa. mit der Beugung

der membranöſen Zunge und zwar mit der von dem Windſtrome abgekehrten. Die Größe der Ausbeugung hängt von zweierlei ab: von der Größe der ſpannenden Gewichte und dem Elaſticitätsmodulus jener, und zweitens von der Heftigkeit des Windſtromes, alſo dem Luftdrucke unter dem Bande. Je mehr ſich in ſteigender Progreſſion mit den Graden der Dehnung der Elaſticitätsmodulus ändert, um ſo verſchiedener werden die Höhen der Bogen ſein, welche an einer derartigen Membran durch denſelben Luftdruck bei verſchiedenen Spannungsgraden erzielt werden können; ihre Höhe wird hier viel raſcher abnehmen als bei Membranen, deren Elaſticitätsmodulus innerhalb weiterer Grenzen bei differenten Dehnungsgraden ſich gleich bleibt. Zu der Claſſe der letzteren gehört z. B. der Kautſchuk, zu der Claſſe der erſteren ſämmtliche thieriſch elaſtiſche Gewebe. Trägt man demnach in einem Coordinatenſyſteme die Werthe für die ſpannenden Gewichte und die Grade der Ausbeugung bei ein und derſelben Windſtärke ein, ſo erhält man für ein Kautſchukband

Digitized by Google

für einen Quadratmillimeter Querschnitt die Curve *A* (Fig. 138), für ein thierisch elastisches Gewebe von demselben Querschnitt etwa die Curve *B*.

Fig. 138.



Jede solche Ausbeugung wäre der vierte Theil einer ganzen Schwingung, wenn man voraussetzte, daß das Band bei einer halben Schwingung nicht allein in seine ursprüngliche Ebene zurückkehrte, sondern auch eine rückschwingende Bewegung machte, welche der vorwärts schwingenden genau gleich käme. Demnach müßte die Excursion um so größer werden, je mehr die Kraft des Windes wächst, was wohl im ziemlichen Umfange bei den starren Zungen, keineswegs aber bei den membranösen der Fall ist; man hat auch bisher aus der Differenz des Erfolges, welcher die verschiedene Intensität des Windstromes beim Ansprechen der Zungen herbeiführt, geschlossen, daß die membranöse Zunge während der ganzen Dauer des Windes gedehnter bleibe, und um so mehr, je stärker der Wind ist.

Ich habe im Früheren schon angegeben, daß man sich durch Einführen einer Nadel unter die Zunge während des Tones überzeugen könne: es kehre das Band hiebei nicht in seine ursprüngliche Ebene zurück. Es giebt aber noch andere Mittel dies zu beweisen, worunter eines nebenbei geeignet ist, sehr merkwürdige secundäre Schwingungsphänomene studiren zu lassen. Ich wollte nämlich behufs anderer Untersuchungen sehen, ob sich nicht die Schwingung einer tönenden Zunge durch mechanische Mittelglieder auf andere Apparate übertragen lasse, und zog zu dem Ende durch den Rand der Membran einen feinen Faden von etwa 1 Fuß Länge und befestigte ihn an einem senkrecht aufgehängten äußerst dünnen und kurzen Faden von Kautschuk so, daß er, ohne alle Spannung, aber in ganz gerader Linie zwischen diesen beiden elastischen Körpern befindlich war. Anstatt daß nun der Faden in gerader Linie verharrend einfach auf- und abgegangen wäre, entstanden äußerst regelmäßige und höchst merkwürdige stehende Seilwellen an ihm, deren Knotenpunkte sich *verminderten* in dem Maaße, als der Ton durch Verstärkung des Windes *hinaufgetrieben* wurde. Dieses wäre unmöglich, wenn sich nicht die Entfernung beider Befestigungspunkte des unelastischen Fadens bei dem Erhöhen des Tones verringerte, und zwar während der ganzen Dauer des Tones, im Gegensatz zu dem tieferen Tone, verringert bliebe. Hat man den Faden oben an einer horizontal aufgespannten Saite von Kautschuk befestigt, welche vermöge ihrer Spannung den Ton der Membran giebt, so erhält man bei geeigneter Länge des Fadens und bei gewissem Abstande seiner beiden Befestigungspunkte von einander eine Figur von diesem einen Faden, welche aus vier höchst regelmäßig in einander verschlungenen Fäden gebildet zu sein scheint und einem dreifachen langgestreckten Ballon, dessen mittlerem die beiden Spitzen fehlen, gleicht. Diese ganze Figur ist in einer langsamen Bewegung um ihre Achse begriffen, welche sich etwas durch Verstärkung des Luftdruckes beschleunigen läßt. Der ganze Faden schwingt dabei in raschestem Wechsel in zwei senkrecht auf einander stehenden Ebenen. Das ganze Phänomen hat indessen mehr ein allgemeines

Digitized by Google

Interesse und ist vom mathematischen Gesichtspunkte aus weiter zu verfolgen, konnte daher auch an diesem Orte nur vorübergehend angedeutet werden.

Eine andere Methode, sich davon zu überzeugen, daß der Windstrom die Membran während ihres Tönens aufgebläht erhält, ist durch die Betrachtung der schwingenden Membran durch die Löcher einer stroboskopischen Scheibe gegeben.

Hiedurch kann man sich bei bestimmten Umdrehungsgeschwindigkeiten eine unmittelbare Anschauung von den auf- und niedergehenden Schwingungen machen und beobachten, daß *meist* der Bandrand *über* der Ebene, in welcher er anfänglich gelagert war, während des Tönens aufgebläht verharrt, d. h. daß die Bogen des Randes in Beziehung auf ihre Höhe periodisch variiren, keinen Augenblick aber zur Ebene herabsinken.

Die Anwendung der stroboskopischen Scheibe gestattet auch noch Blicke in weitere Verhältnisse, welche ohne sie bei der Geschwindigkeit der Schwingungen unbemerkt bleiben. Man sieht nämlich, daß die Erhebung des Bandes, wenn es einige Länge hat und besonders nicht zu straff gespannt ist, ihr Maximum durchaus nicht an allen Punkten gleichzeitig erreicht, so daß die Membran in diesem Augenblicke eine Art regelmäßigen einfachen Gewölbes darstellte, sondern es geschieht dies im Verlaufe der Zeit an den verschiedenen Stellen *nach einander*, so daß die Bewegung der Oberfläche einem schlaffen Tuche gleicht, welches an den vier Enden gehalten und von zweien aus geschwungen wird. Einestheils also schwingt die Membran auf und ab, anderentheils laufen über ihre Oberfläche hin von dem Rande beginnend fortschreitende Wellen, welche aber mit den Schwankungen der Windstärke, die den Ton für das Ohr noch *nicht* verändern, ihre Excursion und Geschwindigkeit bereits sehr merklich ändern.

ββ. Der Rückschwung

der Membran ist gleichzeitig abhängig von den Elasticitätsverhältnissen der Zunge und von der verminderten Dichtigkeit der Luft unter ihr.

Im Allgemeinen machen sich hiebei also dieselben Größen geltend, wie bei dem Aufschwunge der Membran und bedürfen keiner weiteren Würdigung; dagegen kommen einige andere Dinge in Betracht, welche mit den Ursachen der Schwingung überhaupt in näherer Beziehung stehen. Sehr häufig kann man beobachten, daß die *tönende* Schwingung eines Bandes mit einer gegen den Luftstrom gerichteten Schwingung beginnt. Das Band muß, um dies sicher beobachten zu können, verhältnißmäßig schwach gespannt und lang (in meinen Versuchen $1 - 1\frac{1}{2}''$) sein, damit die Excursion noch groß und langsam genug auftritt, um sie zu verfolgen. Bei dem möglichsten Grade der für tongebende Schwingungen noch erlaubten Schlaffheit sieht man deutlich, daß das Band zuerst aufgebläht wird, aber nur in sehr geringem Grade: so bleibt es eine kurze Zeit unverrückt, während der Windstrom andauert, ohne zu tönen; dann: mit einem Male schwingt es zurück und zwar weit unter die ursprüngliche Ebene in den Pfeifenraum hinein, um sofort wieder nach außen zu schwingen, und in diesem Moment ist es auch tönend geworden. Die erste Excursion nach abwärts ist viel ausgiebiger, als die ihr vorangegangene Erhebung des Bandes; diese kann, wenn das Band etwas strammer gespannt ist, sogar so niedrig sein, daß man sie ganz übersieht. Nachdem ich hierauf aufmerksam geworden, habe ich verschiedene Mittel gefunden, diese Erscheinung mehr willkürlich hervorzurufen und knüpfe gleich noch andere hieher gehörige Betrachtungen über

Digitized by Google

γ. die Differenzen der Luftdichte

unter der membranösen Zunge an. Ich hatte unter Anderem öfter eine Zunge, welche bei einem mäßigen Windstrome durchaus nicht tönte, sondern, etwas nach oben gebläht, in dieser Formveränderung verharrte, wie ein Band, welches unter Wasser einer Strömung ausgesetzt wird. Eine einmalige Berührung desselben an einem von dem Rande entfernten Punkte rief den Ton hervor, welcher blieb, so lange der Wind strömte. Eine einmalige Berührung des Randes machte, während alles Andere sich gleich blieb, die Zunge sofort stumm. Wenn ich nun währenddem den Rand mit einer Nadel zupfte, so entstand aufs Neue der Ton, wenn das Zupfen nach auswärts geschah, die Entfernung der Nadel also einen starken Rückschwung der Membran ins Innere der Pfeife verursachte. Andere Male hatte ich durch den Zungenrand einen feinen Faden gezogen und senkrecht über dem Bande an einem äußerst dünnen elastischen Körper festgebunden. Die Zunge konnte durch den Windstrom nicht zum Tönen gebracht werden. Der Faden wurde in der Mitte seiner Länge senkrecht und schnell nach aufwärts gezogen; auch jetzt tönte die Membran nicht, sie tönte aber sofort, als der Faden schnell mit einem Ruck senkrecht nach abwärts geschoben wurde, und sie tönte fort, als auch der Faden wieder losgelassen war.

Ueberlegt man diese Verhältnisse genauer, so ist erstlich klar, daß die elastischen Kräfte des Bandes hiebei nicht allein im Spiele sind; denn wenn man an dem sich selbst überlassenen Bande beobachtet, daß der Aufschwung viel weniger ergiebig ist als der Rückschwung, so kann der letztere unmöglich von dem ersteren allein abhängig sein; denn denkt man sich den Luftstrom gleichzeitig gegen das zurückschwingende Band gekehrt, so kann der Rückschwung nur kleiner ausfallen, als der von demselben Luftstrome zuerst bedingte Aufschwung. Ist es ferner nicht möglich, durch eine Begünstigung der Spannung des Bandes durch Dehnung nach außen die tönende Schwingung einzuleiten, so kann der anfängliche Mangel des Rückschwunges auch nicht in einer zu geringen Stärke des dehnenden Luftstromes gelegen sein, somit bleibt also nur übrig, eine Differenz in der Luftdichtigkeit unter dem Bande anzunehmen, welche ein starkes und heftiges Einziehen des Bandes zur Folge hat, dem dann die regelmäßigen, von der Elasticität des Bandes allein unterhaltenen Schwingungen andauernd folgen und welche der Windstrom nur unterhält, wie etwa die continuirliche Bewegung des Räderwerkes in der Uhr die durch die Pendellänge allein bestimmten Schwingungen des Perpendikels. Die Veranlassung des ersten Rückschwunges könnte möglicherweise in Zweierlei gelegen sein, entweder in einer kleinen Schwankung der primären Pression, oder in einer mit der Strömung selbst entstehenden Verminderung des Druckes unmittelbar unter dem Bande. Das Erste läßt sich schwer ermitteln. Ich habe zwar den Manometerstand an meinem Gebläse sehr genau beobachtet, Vorkehrungen getroffen, daß der Druck bei unveränderlicher Oeffnung wenigstens 6—8 Secunden vollkommen constant blieb, ohne daß sich der Moment des Tonentstehens an dem Instrumente bemerklich gemacht hätte. Es ist dies auch natürlich: die den Manometer erfüllenden Flüssigkeiten sind unverhältnißmäßig träge im Gegensatze zu dem so leicht beweglichen, elastischen Fluidum der Atmosphäre, und wenn auch der Wollaston'sche Differenzialmanometer sehr geringe Druckdifferenzen angiebt, so ist er am allerwenigsten geeignet, schnell vorübergehende

Digitized by Google

Schwankungen anzuzeigen. Könnte man hierüber also nur Vermuthungen aufstellen, so scheinen selbst diese nicht wohl gerechtfertigt; denn es steht dem immer noch entgegen, daß die Einwärtsbewegung stärker als die Auswärtsbewegung ist, während sie im höchsten Falle nur dieser gleich sein könnte, selbst wenn die Pression des Gebläses plötzlich Null, d. h. der Windstrom mit einem Male ganz aufgehoben würde.

Erfolgt nun trotz der Fortdauer des Windes dieses sichtliche Einziehen des Bandes, so muß der Druck unmittelbar unter dem Bande momentan geringer werden als der Atmosphärendruck, d. h. negativ: es muß an dieser Stelle eine Luftverdünnung entstehen und nicht eine bloße relative Verminderung des Luftdruckes, welche von der Erweiterung der Ritze allein abhinge.

Das Auffallende an diesem Phänomen ist jedoch nicht ohne Analogie. Man weiß schon länger, daß unter gewissen Umständen ein Stückchen Papier von außen gegen die Oeffnung einer Röhre angedrückt wird, wenn man durch diese hindurchbläst, was von der Umbeugung des Luftstromes an dem Rande der Ausströmungsöffnung abzuhängen scheint[1]).

Schließlich habe ich hier noch einer Beobachtung zu gedenken, welche ebenfalls allein an den schlafferen Bändern gemacht werden kann. Bei gewissen Spannungsgraden hat der Ton der Membran nicht selten etwas Trommelndes, vergleichbar dem Brummen einer großen Glocke oder einer langen Orgelpfeife. Anfänglich glaubte ich es mit Combinationstönen zu thun zu haben, welche bei beträchtlichen Intervallen der combinirten Schwingungsmaxima den Eindruck rasch folgender Stöße machen, und hielt die combinirten Töne an Membran und Luftsäule gebunden, ohne beide jedoch scharf von einander trennen zu können. Die stroboskopische Scheibe hat mich aber bald eines Anderen belehrt. Man sieht durch sie das Band nicht ein Mal mit seinem Rande so tief abwärts schwingen als das andere Mal, sondern periodisch tiefer; wiederholt sich dies mit einer gewissen Geschwindigkeit, so entsteht jenes eigenthümliche Trommeln, indem der Luftsäule unter dem Bande regelmäßige Stöße ertheilt werden. Es scheint mir hiebei das Zusammenfallen zweier Wellen das Ursächliche zu sein. Erstens nämlich schwingt das ganze Band auf und ab, zweitens laufen fortschreitende Wellen auf der Oberfläche des Bandes hin und her, und wenn die Abwärtsbewegung des ganzen Bandes und ein Wellenthal des Randes zusammenfällt, so entsteht dieses periodisch wiederkehrende tiefere Einschlagen des Bandes in den Pfeifenraum.

c. Die Modificationen der Schwingungserregung

der Zunge bestimmen wesentlich den Eindruck auf unser Gehörorgan, also den Ton. Daß dieser abhängig ist von Spannung und Länge des Bandes, haben die membranösen Zungen mit Saiten gemein, und dies wird später noch betrachtet werden. Die Eigenthümlichkeit der Ansprache und deren Bedingungen bringen aber bei membranösen Zungen noch weitere für die Tonhöhe bestimmende Momente hinzu, und diese sind es, welche hier gewürdigt werden sollen. Wir betrachten daher jetzt bloß Zungen von gleicher Länge und gleicher Spannung und untersuchen, wodurch außerdem ihr Ton verändert werden kann, und zwar

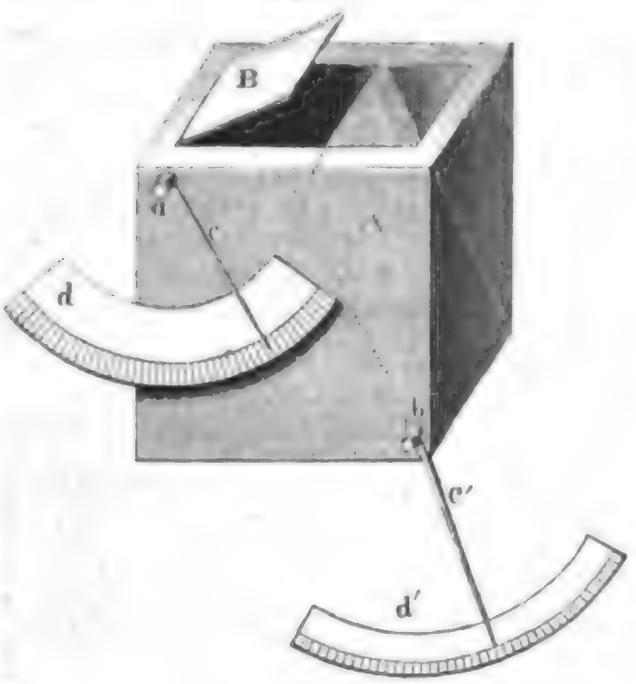
[1]) Müller-Pouillet, Lehrb. d. Physik. I. Aufl. Bd. I. S. 200.

Digitized by Google

α) bei Zungen ohne Wind- und Ansatzrohr.

Hat man eine Membran über einen Rahmen gespannt und spricht sie auf eine der angegebenen Weisen mit dem Tubulus an, so entsteht bei dem schwächsten Blasen, welches überhaupt noch ein Tönen zuläßt, der Grundton; wird die Windstärke vergrößert, so steigt der Ton um einen halben und mehr[1]). Die Versuche, welche ich selbst angestellt habe, beziehen sich alle auf membranöse Zungen, welche durch einen gegen ihre Fläche gerichteten und aus einem Gebläse hervorgetriebenen Wind zur Ansprache gebracht wurden. Bei dem von mir construirten Apparate (Fig. 139) konnte ich gleichzeitig verschiedene auf Ansprache überhaupt und Tonlage influirende Bedingungen variiren und muß deshalb seine Beschreibung vorausschicken. Der Rahmen, über welchen die Membran gespannt wurde, hatte eine Höhe von 20 Millimetern und 29 Millimeter im Quadrat. In seinem Innern befanden sich zwei bewegliche Platten, die eine von starkem Messingblech, ich nenne sie die Messingplatte, die andere von starkem Zinnblech mit zugeschärftem Rande (die Zinnplatte). Die Messingplatte *A* ist 14 Millimeter hoch und so breit als der Innenraum des Rahmens, die Zinnplatte *B* ebenfalls so breit, aber nur 6,9 Millimeter hoch. Die Zinnplatte ist um einen Messingzapfen *a* herumgeschlagen, welcher durch die obersten Ecken des Rahmens geht, die Messingplatte, an einen eben solchen Zapfen *b* genietet, welcher durch die schräg gegenüberliegenden unteren Ecken des Rahmens hindurchgeht. Jeder der beiden Zapfen hat außerhalb des Rahmens einen starken spitz zulaufenden Stahlstift *cc'*, welcher je vor einem an den Rahmen befestigten Gradbogen *dd'* verschoben werden kann, und dabei um denselben Winkel seine zugehörige Platte zu drehen im Stande ist. Bei einer gewissen Stellung der Platten gegeneinander können sie den Rahmen ganz decken, so daß fast gar keine Luft mehr durch ihn austreten kann. Die Zapfen drehen sich in ihren Löchern so schwer, daß der stärkste Wind des Gebläses sie nicht aus ihrer Stellung verrücken kann.

Fig. 139.



Die Membran wird nun so auf dem Rahmen aufgespannt, daß die Messingplatte unter ihr, die Zinnplatte vor ihr liegt und der Rand dieser und der Membran höchstens ½ Millimeter von einander entfernt sind, wenn die Zinnplatte unter einem rechten Winkel mit den Wandungen des Rahmens eingestellt ist.

[1]) J. Müller, Physiologie II. S. 151.

Digitized by Google

War nun die eine oder andere Platte oder beide unter einem bestimmten an den Gradbogen abzulesenden Winkel eingestellt, so wurde der Wind des Gebläses mittelst des daran angebrachten Hebelwerkes variirt, der Manometerstand am Windkasten in dem Moment notirt, in welchem ein bestimmter Ton gerade ansprach, der Ton selbst, welcher bei einem gewissen Manometerstand zum Vorschein kam, mit dem Monochord bestimmt, so daß eine große Anzahl von Bedingungen gleichzeitig mit großer Genauigkeit und Leichtigkeit übersehen werden konnte.

Die jetzt mitzutheilenden Beobachtungen sind sämmtlich an ein und demselben Stück vulkanisirten Kautschuks gemacht, welches folgende Eigenschaften hatte:

Die Länge der Membran, so weit sie schwang, betrug 20 Millimeter, die Breite 14 Millimeter, das Gewicht der ganzen Zunge war: 0,09 Gramm.

Nach Beendigung der Versuchsreihe wurde das Band zerschnitten und zwei Portionen davon genauer untersucht; die eine Portion bildete der am meisten schwingende Rand, die zweite ein Stück aus der Mitte der ganzen Zunge. Diese Portionen zeigten folgende Maaße und Elasticitätsverhältnisse:

	I. Randportion	II. mittlere Portion.
ursprüngliche Länge	18,6 Millim.	19 Millimeter.
absolutes Gewicht	0,026 Gramm.	0,030 Gramm.
specif. Gewicht (bei 9° R.)	0,963 »	0,967 »
mittlere Breite	3,75 Millim.	4,55 Millimeter.
Querschnitt	1,4 □ Millim.	1,6 □ Millimeter.
Länge bei Belastung mit der 14,865 Grm. schweren Klemme + der Wagschale von 3,5 Gramme	21,6 Millim.	22 Millimeter.
	22,3[1]) Millim.	22,7 Millimeter.
+ einer Belastung mit 5 Grm.	23,3 = 25,2 Proc. Verlängerung	
	23,2 = 22 Proc. Verlg.	
+ » » » 10 »	24,3 = 30,6 Proc. Verlängerung	
	24,2 = 27,3 Proc. Verlg.	
+ » » » 20 »	26,3 = 41,3 Proc. Verlängerung	
	26,2 = 37,8 Proc. Verlg.	
+ » » » 30 »	29,8 = 60,2 Proc. Verlängerung	
	28,7 = 51,0 Proc. Verlg.	
+ » » » 40 »	33,7 = 81,1 Proc. Verlängerung	
	31,3 = 64,7 Proc. Verlg.	
+ » » » 50 »	37,3 = 100 Proc. Verlängerung	
— » » » 50 »	22,3 22,7 (bei Wegnahme aller Gewichte).	
Mittlere Verlängerung für je 10 Grm. Belastung	19,8 Proc.	13,7 Proc.

[1]) Die nachfolgenden Messungen sind an dem früher beschriebenen Meßapparat angestellt, und zwar jede Reihe doppelt. Alle Zahlen stimmten hiebei vollkommen überein mit Ausnahme der Zahl 33,7 sub I., welche das eine Mal 33,9 war, und der Zahl 28,7 sub II., welche das eine Mal 28,8 war.

Digitized by Google

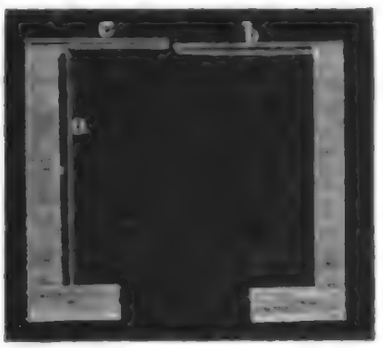
Verhältnißmäßig größte Dehnung durch die kleinste Belastung: (innerhalb der zum Tönen nothwendigen Spannungsgrenzen).	8,23 Proc. durch 10 Grm.	8,22 Proc. durch 10 Grm.
Der hieraus berechnete Elasticitätsmodulus für 1 □ Mill. Querschnitt:	6,5	5,7

Ich mußte die Eigenschaften des angewendeten Bandes deswegen so ausführlich mittheilen, weil man bei Wiederholung der sogleich zu erwähnenden Versuche, wenn sie nicht mit ganz gleichen Bändern gemacht werden, jedenfalls andere Zahlenwerthe für die einzelnen Beobachtungen bekommt, wenn auch gleich, wie ich mich überzeugt habe, die durch die Zahlenreihen ausgedrückten Gesetze in ihren Hauptzügen bei den verschiedensten Kautschukbändern wiederkehren.

Die erste Versuchsreihe ist angestellt, um über den Einfluß der Direction des Luftstromes unter dem Band auf die Ansprache der Zunge überhaupt unterrichtet zu werden, ohne daß specieller schon auf die Variation der Töne Rücksicht genommen wurde, welche gleichzeitig bemerklich war. Es wurde demnach 1) die Lage der Messingplatte variirt, und die der Zinnplatte constant erhalten; 2) die Lage der Messingplatte constant erhalten, und die der Zinnplatte variirt; 3) die Lage beider Platten gleichzeitig variirt.

Für die nachstehenden Tabellen ist zu bemerken, daß 0° als Stand der Messingplatte bedeutet: es stehe diese Platte *a*, Fig. 140, senkrecht genau angefügt an die senkrechte Innenwand der Pfeife; somit also ist sie bei dieser Lage ohne alle Wirksamkeit. — 90° als Stand der Zinnplatte bedeutet, die Platte *b* bildet einen rechten Winkel mit der senkrechten Wand der Pfeife, und dann liegt ihre obere Fläche genau in der Ebene, in welcher die untere Fläche der Membran *c* gelegen ist; bei Abwärtsbewegung nimmt der Winkel ab, bei Aufwärtsbewegung zu. Ferner: der notirte Manometerstand giebt in Wasserdruckwerthen die Windstärke an, welche nothwendig war, die Membran eben zum Tönen zu bringen. Diese Zahlen sind bis auf 1 Millimeter ganz zuverlässig. Die Methode, sie zu finden, war folgende: Nachdem die Plattes in der beabsichtigten Stellung fixirt waren, wurde der Wind des Gebläses ganz allmälig gesteigert. Dabei nahm die Wassersäule im Manometer ganz allmälig an Höhe zu; die Zahl, bei welcher der Ton zum Vorschein kam, wurde notirt, darauf der Wind über diese Grenze gesteigert, und dann vermindert. Hiebei sank die Wassersäule, und es wurde beobachtet, ob der Ton noch vorhanden war, wenn der Druck bis auf die erste Zahl gesunken war, oder ob er noch blieb, während die Säule noch mehr sank. Jede solche Zahl ist also auf doppeltem Weg und zweimal beobachtet, häufig aber viel öfter.

Fig. 140.



Digitized by Google

I. Tabelle.

Stand der Messing-	Stand der Zinnplatte.	Schwingungsmengen des Tones.	Wasserdruck in Millimetern am Manometer des Windkastens.	Intensität des Tones.	Bemerkungen.
25°	0	794,54 + $\overline{g}$	58,5	schwach } mit	
37°	0	794,54 + $\overline{g}$	52,4	schwach } Rauschen	
50°	0	794,54 + $\overline{g}$	83,0	schwach }	
0	− 2°	794,54 + $\overline{g}$	47,8	sehr schwach.	Dumpf rauschend.
0	+ 8°	794,54 + $\overline{g}$	41,5	schwach.	Mit zischendem Rauschen.
0	18°	794,54 + $\overline{g}$	42,5	»	Dumpf rauschend, erst bei 57,0 Millimeter Druck sonor.
0	28°	794,54 + $\overline{g}$	42,05	»	» » » » 54 » » »
0	38°	794,54 + $\overline{g}$	41,1	»	Mit dröhnendem Rauschen, sonor bei 48 Millimeter.
0	48°	794,54 + $\overline{g}$	37	»	Dumpf rauschend, sonor bei 48 Millimeter.
0	58°	794,54 + $\overline{g}$	30	weniger schwach.	Sonor bei 47,6 Millimeter.
0	68°	813,02 + $\overline{gis}$	30	stark.	
0	78°	813,02 + $\overline{gis}$	25	»	Fast ohne Rauschen sonor; bei 29 Millimeter.
0	83°	813,02 + $\overline{gis}$	25	stärker.	Sonor bei 27 Millimeter.
0	85,5°	813,02 + $\overline{gis}$	21	»	» » 22 »
0	86,5°	813,02 + $\overline{gis}$	21	sonor und stark.	
0	88°	813,02 + $\overline{gis}$	25	» » »	
0	93°	813,02 + $\overline{gis}$	29	sonor.	Ohne alles Rauschen.
0	98°	794,54 + $\overline{g}$	42,5	schwächer.	Doch noch sonor stark bei 48 Millimeter.
0	102,5°	794,54 + $\overline{g}$	55,5	schwach.	Sonor bei 60 Millimeter.
0	108°	794,54 + g	107,7	»	Rauschend, bei 130 Millimeter.
0	113°				Spricht nicht mehr an.

Digitized by Google

II. Tabelle.

Stand der Messing-	Stand der Zinnplatte.	Schwingungsmengen des Tones.	Windstärke in Millimetern Wasserdruck.	Intensität des Tones.	Bemerkungen.
15°	18°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	47,8	schwach.	Rauschend, wird sonor bei 49,0 Millimeter.
30°	48°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	38	»	» » » » 44 »
30°	68°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	30	»	Sausend, » » » 34 »
25°	68°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	30	»	» » » » 34 »
25°	76°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	27	»	Zischend, » » » 30 »
25°	78°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	26	»	» » » » 27 »
30°	78°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	26	»	Zischend.
30°	83°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	25	klangvoll.	Sehr wenig zischend.
33°	83°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	26,5	schwächer.	Mehr rauschend.
30°	85°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	25	klangvoll.	Schwach zischend.
30°	88°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	24	»	Kaum rauschend.
30°	89,5°	802,6 — $\overline{\text{gis}}$	26,8		
30°	93°	794,54 + $\overline{\text{g}}$	30	klangvoll.	Fast ohne alles Geräusch.
36,8°	93°	794,54 + $\overline{\text{g}}$	30		
36,8°	84,5°	794,54 + $\overline{\text{g}}$	31,5		
36,8°	98°	785,61 — $\overline{\text{g}}$	42,5	klangvoll.	Schwach rauschend.
36,8°	99,7°	785,61 — $\overline{\text{g}}$	54	schwächer.	Stärker zischend.
36°	103°	760 + $\overline{\text{ges}}$	71,5	schwach.	Stark zischend.
36°	105,5°	794,54 + $\overline{\text{g}}$	107,7	ganz schwach.	Heftiges Zischen.
36°	108°				Spricht nicht mehr an.

Digitized by Google

Um diese Zahlenverhältnisse leichter zu übersehen, und zugleich auch den gegenseitigen Einfluß der beiden Platten auf einander mehr augenfällig zu machen, habe ich die respectiven Werthe in ein Coordinatensystem (Curventafel I.) eingetragen, woraus die beiden Curven *A* und *B* entstanden, von welchen *A* den zweiten Theil der I. Tabelle repräsentirt, also den Einfluß der Zinnplatte allein auf die Leichtigkeit der Ansprache, während *B* die diesen Einfluß modificirende Wirkung der Messingplatte darstellt, was man aus der Veränderung der Curve *A* in die von *B* unmittelbar bemessen kann.

Betrachtet man diese Curven näher, so fällt vor Allem die rasche Umbiegung derselben an ihrem Gipfelpunkt auf, während sie bis dorthin ziemlich stetig und mit geringen Schwankungen ansteigen. Das heißt also: je mehr vom Nullpunkt ab der Neigungswinkel der Zinnplatte zunimmt, um so mehr wird bis zu einem gewissen Punkt die Ansprache im Allgemeinen erleichtert, während jenseits dieses Punktes schon die geringste weitere Vergrößerung des Winkels einen ungleich größeren Druck verlangt, wenn noch ein Ton erzeugt werden soll.

In Beziehung auf den Vergleich von *A* mit *B* ist die größte Aehnlichkeit beider nicht zu verkennen, und nur in der Nähe des Gipfelpunktes tritt eine merkbarere Verschiedenheit ein, so zwar, daß bei *B* eine, wenn auch nicht sehr beträchtliche Begünstigung der Ansprache durch den Einfluß der Messingplatte merkbar wird. Diese kann also durch eine gewisse Stellung die Ansprache für den Fall noch mehr erleichtern, in welchem auch die Zinnplatte die für die Ansprache vortheilhafteste Lage hat. Ein Winkel von $86 - 88^0$ ist der, unter welchem die Zinnplatte stehen muß, wenn die Ansprache am leichtesten gelingen soll, bei welchem also die geringste Windstärke nöthig ist, einen Ton zu erzeugen; das ist aber die Lage, bei welcher die Oberfläche der Platte in einer etwas tieferen Ebene gelegen ist als die Unterfläche der Membran.

Der Grundton der Membran war in diesen Fällen $+ g$ und schwankte innerhalb des Intervalles nicht ganz einer übermäßigen Secunde. Begnügt man sich nun nicht mit dem Minimalwerth des Druckes, welcher überhaupt gerade noch einen Ton erzeugen kann, so läßt sich bald eine kleinere, bald eine größere Summe von Tönen durch Variirung der Windstärke erzeugen, je nachdem das Band anfänglich gespannt worden. Die Töne verändern sich jedoch nicht allein unter dem Einfluß einer wechselnden Windstärke, sondern auch unter dem der verschiedenartigen Einstellung der den Windstrom dirigirenden Platten. Da jedoch die eben vorgelegte Tabelle zeigte, daß die Stellung der Messingplatte sehr wenig relevant ist im Gegensatz zu der sehr einflußreichen Lagerung der Zinnplatte, so wurde in den jetzt mitzutheilenden Untersuchungen bloß die letztere berücksichtigt, und die erstere ganz außer Spiel gelassen. Ich werde zuerst die bei verschiedenen Stimmungen der Zunge gefundenen Zahlen notiren und dann die hieraus sich ergebenden Bemerkungen an die graphische Darstellung knüpfen.

Digitized by Google

III. Tabelle. (Curventafel II.)

Beobachtete Töne, deren die Membran unter bestimmten Einflüssen fähig war.

794,54 Ton + $\overline{g}$ (Grundton).		776 Ton — $\overline{ges}$.		813,02 Ton — $\overline{gis}$.		874 Ton $\overline{a}$.		832,38 [1]) Ton $\overline{as}$.	
Neigungswinkel der Zinnplatte.	Wasserdruck in Millimetern.	Neigungswinkel der Zinnplatte.	Wasserdruck in Millimetern.	Neigungswinkel der Zinnplatte.	Wasserdruck in Millimetern.	Neigungswinkel der Zinnplatte.	Wasserdruck in Millimetern.	Neigungswinkel der Zinnplatte.	Wasserdruck.
48°	42,5			48°	70	48°	105		
58°	42,5			58°	60	58°	110		
68°	30			68°	70	68°	105		
78°	30			78°	86,5	78°	108		
88°	25			88°	58,5	88°	105		
90,5°	25			90,5°	105				
96°	80	96°	30	96°	115				
98°	85,5	98°	43	98°	105				
103,5°	97			103,5°	147,5			103,5°	166
								118°	167 (ganz schwach.)

[1]) Die unmittelbar bei den Tonnamen stehenden Zahlen bedeuten auf allen Tabellen die Schwingungsmengen der Töne, wie sie aus den Angaben des Monochords berechnet wurden.

Digitized by Google

IV. Tabelle. (Curventafel III.)

Neigungswinkel der Zinnplatte.	Ton — $\overline{h}$ 998,85.	Ton + $\overline{his}$ 1028,2.	Ton + $\overline{\overline{c}}$ 1059,39.	Ton $\overline{\overline{cis}}$ 1092,5.
	Windstärke in Millimetern Wasserdruck.			
— 20°	60	70		
+ 3°	60	70		
8°	55	70		
13°	50	65	100	
18°	50	65	100	
23°	48	60	90	
28°	47	55	83	
33°	45	55	73	
38°		45	55	
43°		40	55	100
48°		38	65	115
53°		36	45	105

Neigungswinkel der Zinnplatte.	Ton — $\overline{h}$ 998,85.	Ton + $\overline{his}$ 1028,2.	Ton + $\overline{\overline{c}}$ 1059,39.	Ton $\overline{\overline{cis}}$ 1092,5.
	Windstärke in Millimetern Wasserdruck.			
58°		35	50	100
63°		37	40	97
68°		35	50	94
73°		35	50	70
78°		35	55	75
83°		31	40	75
88°		31	45	75
90°		35	55	101
93°		37	75	107
96°		40	117	
98°		40	115	
99°	51	85		
113°	65			

Digitized by Google

V. Tabelle. (Curventafel IV.)

Schwingungsmenge:	Ton — $\overline{e}$ 647,40	Ton $\overline{e}$ 659,63	Ton — $\overline{eis}$ 672,30	Ton + $\overline{eis}$ 687,0	Ton f 699,2	Ton $\overline{fis}$ 728,3	Ton + $\overline{fis}$ 743,8	Ton — $\overline{g}$ 760
Neigungswinkel der Zinnplatte.	bei der auf Millimeter Wasserdruck berechneten Windstärke.							
— 15°	55							
18°	35							
28°	30		71					
33°	28,8		75	115				
38°	28,8		75		115			
43°	28,8		65		110			
48°	27		55	95		121		
53°	27		55	75		115		
58°	27		65	85	105	115	155	
63°	30		70	85	105	115	145	
68°	30	60	85		105	115	155	
73°	28	60	75	90	120	135	169	
78°	28	55	65	75	80	155	165	166
83°	31	50	61	75	90	139		167
86°	31	50	64	75	90	115		166
88°	35	50	60	75	90	115		159
90°	42	50	65	80	114	115		159
92°	45	50	60	85	95	111	135	
93°	49	50	55	75	90	119	135	
95°	60	71	75	85	95	123		
98°			70	85	90			
99°				85	90			
113°								

Digitized by Google

VI. Tabelle. (Curventafel V.)

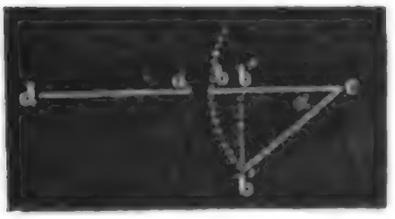
Neigungswinkel der Zinnplatte.	Ton 478,6 — h	Ton 485,55 h	Ton 499,42 — c¹	Ton 514,11 + c¹	Ton 529,6 — cis¹	Ton 537,84 + cis¹	Ton 554,9 + des¹	Ton 573,1 — des¹	Ton 582,6 d¹	Ton 592,5 — es¹	Ton 613,3 + es¹	Ton 624,2 — e¹	Ton 647,4 — e¹	Ton 672,3 — eis¹	Ton 687 + eis¹	Schwingungsmenge von $\frac{1}{a} = 874$.
																Zinnplatte, in Millimetern Ausschlag, welcher zur Anfrage des Tones eben noch nöthig war.
— 5°	20	30	35	55	85	75	100	115	119	115	135	139	135	135	155	
+ 5°	13	25	41	53	60	75	90	100	100	105	111	120	115	135	150	
10°	15	25	40	59	70	65	90	93	95	90	105	105	115	125	140	
15°	15	20	30	39	50	80	75	90	90	93	95	103	120	135	150	
20°	12	15	30	37	67	70	85	85	85	85	100	105	115	135	140	
25°	11	20	25	35	50	67	75	75	77	90	100	105	129	140	150	
30°	11	20	25	35	50	70	75	85	80	95	100	105	130	140	145	
35°	11	17	27	35	47	67	70	75	85	90	100	105	135	140	145	
40°	11	17	25	30	47	67	75	75	85	90	100	105	135	140	145	
45°		11	25	30	45	50	70	80	95	100	107	111	129	140	145	
50°		11	25	30	41	50	60	75	90	105	115	115	130	140	145	
55°	15	20	25	30	45	51	65	75	85	93	105	120	135	145	155	
60°	15	20	25	30	43	50	85	70	77	85	95	115	135	145	155	
65°	11	20	25	30	43	47	60	70	80	90	100	103	115	145	155	
70°	11	17	25	30	50	57	70	75	85	95	100	105	120	145	155	
75°	11	15	25	30	50	51	67	75	85	90	100	105	115	135	155	
80°	10	15	20	25	45	50	67	75	85	90	100	103	115	135	155	
85°	10	11	25	35	55	59	70	83	80	100	107	111	129	140	153	
87°	15	17	25	35	55	65	70	85	90	95	115	115	130	140	153	
90°	15	20	35	55	60	65	75	90	95	100	110	115	135	145	153	
95°	25	35	47	57	70	71	75	83	95	100	115	120	135	145	153	
97°	25	31	43	55	55	65	75	87	95	110	115	120	135	145	153	
100°	35	40	45	55	60	70	80	90	100	105	120	125	135	159	160	
103°					59	60	75	87	95	100	110	125	135	149	155	
105°							75	85	100	105	120	123	135	155	155	
107°								95	100	103	120	125	145	155	155	
110°											110	119	135	155	155	
115°															155	

Digitized by Google

Was die graphiſche Darſtellung dieſer notirten Zahlendata anbetrifft, ſo iſt dieſelbe leicht verſtändlich. Je eine Curve giebt das Geſetz für die Entſtehung eines beſtimmten Tones, wenn zwei ſeiner Bedingungen, nämlich Stärke und Direction des Windſtromes, variirt werden. Die Herſtellung einer ſolchen Curve geſchah durch die Verknüpfung der innerhalb des ganzen Coordinatennetzes durch die Beobachtung beſtimmten Punkte, welche je einen Ton bezeichnen, der bei einem gewiſſen Neigungswinkel der Zinnplatte und einem beſtimmten Manometerſtand zum Vorſchein kam. Sämmtliche Töne ſind von mir und einem guten Sänger mittelſt eines genauen Monochordes beſtimmt, und zwar iſt jeder Ton mehrfach beobachtet worden, und zwar ſo, daß zuerſt die Zinnplatte auf einen beſtimmten Grad feſt eingeſtellt und dann allmälig der Wind des Gebläſes verſtärkt wurde. Nach jeder Beſtimmung eines Punktes im Coordinatenſyſtem wurde die Zinnplatte wieder auf 0 eingeſtellt, und unterſucht, ob die Membran ihre Stimmung noch behalten habe, was nur bei den höchſten Druckwerthen und auch da nur ſelten nicht der Fall war. Dann wurde die alte Stimmung wieder hergeſtellt und der Verſuch wiederholt, bis ſich nach ſeiner Beendigung die Stimmung unverändert fand.

Ein Blick auf ſämmtliche Curvenſyſteme läßt ſchon erkennen, daß die Geſetze für die Anſprache der Töne an die Variation oft ſehr kleiner Zahlenwerthe geknüpft ſind. Dies wird aber noch auffallender, wenn man bedenkt, daß der Radius, welcher die verſchiedenen Neigungswinkel bildet (die Breite der Zinnplatte), ſehr kurz iſt, nämlich 6,9 Millimeter. Nun ſei Fig. 141 *d c* die Ebene der oberen Pfeifenöffnung, *d a* die Breite der Membran, *b c* die Breite der Zinnplatte. Wird nun *b c* z. B. nach abwärts bewegt, bekäme die Lage *b′ c*, ſo wird der ſenkrechte Abſtand *b″ b′* des Endes der Zinnplatte von der Ebene *d c* = *b′ c . Sin. α*. Hiernach wird der ſenkrechte Abſtand bei einer Abwärtsbewegung

Fig. 141.



der Zinkplatte um 5^0 = 0,60137 Millimeter.
10^0 = 1,1981 »
15^0 = 1,786 »
20^0 = 2,3604 »
25^0 = 2,916 »
30^0 = 3,4501 »
35^0 = 3,9577 »
40^0 = 4,435 u. ſ. w.

Eine Veränderung dieſes ſenkrechten Abſtandes um weniger als ½ Millimeter kann alſo ſchon eine Verſtärkung des Druckes um beinahe 50 Millimeter einer Waſſerſäule verlangen, um noch denſelben Ton zu erzeugen (wie bei dem + gis auf der II. Curventafel).

War ferner die Entfernung des Punktes *b* von *a* bei 90^0 Neigungswinkel der Zinnplatte gleich 0,5 Millimeter, ſo vergrößert ſich mit der Veränderung dieſes Neigungswinkels die Entfernung beider Punkte in horizontaler Richtung, und zwar in folgender Weiſe: Es iſt $b' b'' = b' c \cdot Sin. \alpha$ und $b c = b' c$, dann wird

$$b'' c = b' c \; Cos. \; \alpha$$
$$b b'' = b c - b c \; Cos. \; \alpha$$
$$= b c \; (1 - Cos. \; \alpha) = 2 \; b c \; Sin.^2 \tfrac{1}{2} \alpha$$

Digitized by Google

Demnach wächst die Entfernung des Randes der Membran vom Rand der Zinnplatte in horizontaler Richtung bei der Abwärtsbewegung der Platte um 45° nur um 0,69, beträgt also dann 1,19 Millimeter.

Daraus läßt sich berechnen, daß der Flächenraum des Spaltes ($a\,b'$) bei der Einstellung der Zinnplatte auf 45° statt 90° ungefähr um das Dreifache zunimmt.

Wir wollen nun zuerst die Curven ordnen nach den Tönen, welche sie musikalisch betrachtet repräsentiren; dann folgen die Tafeln so auf einander: V, IV, II, III. Der tiefste Ton (Curventafel V) ist — h, der höchste (Curventafel III) $\overline{\overline{\text{cis}}}$. Wir haben also eine ganze Octave plus einer Secunde, bei unveränderter Länge und Breite der Membran durch die drei Mittel: Spannung, Windstärke und Windrichtung hervorbringen können; und zwar findet sich mit Ausnahme der III. Tafel (was zufällig ist) der tiefste Ton der vorhergehenden unter den höchsten Tönen der nächstfolgenden wieder. Der Kürze wegen gruppiren wir jetzt die an die Betrachtung der Curventafeln anzuknüpfenden Bemerkungen in einer Reihe von Sätzen.

1) Je geringer die ursprüngliche Spannung der Membran, je tiefer ihr Grundton, desto größer ist die Summe der Töne, welche durch Variirungen von Druck und Windrichtung hervorgebracht werden kann. Denn war der Grundton — h, so konnte der Ton um eine übermäßige Quarte,
   » » » — $\overline{\text{e}}$ » » » » » » kleine Terz,
   » » » + $\overline{\text{g}}$ » » » » » » große Secunde,
   » » » + his » » » » um etwas mehr als einen großen halben Ton hinaufgetrieben werden.
2) Nur einmal (No. II) ließ sich ein tieferer Ton als der Grundton erzeugen, und zwar bei einer Erhebung der Zinnplatte um 7° über die Ebene der Pfeifenöffnung und bei schwachem Druck; noch größere Erhebung der Platte und stärkster Druck brachte einen Ton (—as) hervor, welcher tiefer war als der höchste Ton, welcher bei geringerer Neigung und schwächerem Druck erzeugt werden konnte.
3) Bei jeder Stimmung der Membran giebt es eine nicht unbedeutende (im Minimum 12) Anzahl von Neigungswinkeln der Platte, bei welchen durch allmälig zunehmende Windstärke sämmtliche Töne, deren die Membran fähig ist, producirt werden können; dagegen keinen einzigen Manometerstand, bei welchem durch Veränderung der Windrichtung alle oder nur ein größerer Theil der möglichen Töne erzeugt werden kann. Höchstens die innerhalb des Intervalles eines großen halben Tones gelegenen Töne können bei gleichbleibender Windstärke durch die Veränderung der Windströmung hervorgerufen werden.
4) Die Formen sämmtlicher Curvensysteme zeigen eine derartige Aehnlichkeit, daß bei ihnen ein gemeinschaftliches Gesetz vermuthet werden darf, welches im Allgemeinen durch die anfängliche Stimmung (Spannung) des Bandes keine Modification zu erleiden scheint.
5) Je höher der Grundton einer Membran, um so steiler fällt die Curve dieses Grundtones von einem gewissen Punkt an ab.
6) Dieser Punkt liegt um so weniger diesseits von 90° Neigungswinkel der Zinnplatte, je höher der Ton ist.

Für den Grundton + $\overline{\text{his}}$ liegt er bei 98°
» » » + g » » » 89,5°

Digitized by Google

Für den Grundton — $\overline{e}$ liegt er bei 87°
» » » — h » » » 85°.

7) Der Minimalwerth des Druckes, welcher zur Erzeugung eines Tones nothwendig ist, liegt mit wenig Ausnahmen um so näher bei 90° des Neigungswinkel, je tiefer der Ton ist.

8) Jenseits von 90° Neigungswinkel der Platte werden für die dem Grundton der Membran nächst gelegenen Töne stets größere Windstärken verlangt als diesseits dieses Grades.

9) Je höher der Ton einer Membran von bestimmter Spannung liegt, um so enger sind in jeder Beziehung die Grenzen, innerhalb deren er sich hervorrufen läßt. Daher spricht auch der Grundton einer Membran in der Regel am leichtesten an, weil er die geringste Windstärke bei einer fast ganz beliebigen Windrichtung verlangt. Als sonderbare Ausnahmen sind hiefür die Fälle zu erwähnen, wo der Grundton ganz abbricht und in die Lücke, welche er hat, der nächst höhere Ton einrückt, wie auf Tab. V. und III., ein Ereigniß welches bei keinem anderen als einem Grundton vorgekommen ist.

10) Es giebt einzelne bevorzugte Stellungen der Zinnplatte und bevorzugte Manometerstände, bei welchen durch geringe Veränderungen der eine Ton in den anderen übergeführt werden kann; diese Begünstigung der Tonumänderung trifft aber nie mehr als zwei etwa um das Intervall eines halben Tones auseinander liegende Töne. So kann ein Millimeter Wasserdruck mehr, bei 85° Neigungswinkel der Zinnplatte — h in h überführen; bei 96° + $\overline{c}$ in — $\overline{cis}$; bei 50° $\overline{d}$ in es (V. Tabelle) oder bei 90° f in fis (Tabelle IV.) ꝛc. Auf der anderen Seite reicht die Verrückung der Zinnplatte um einen Grad bei gewissen Manometerständen aus, den einen Ton in den anderen überzuführen, z. B. (Tabelle V.) der Wasserdruck von 55 Millimeter $\overline{e}$ in — $\overline{eis}$, von 112 $\overline{f}$ in $\overline{fis}$ u. s. w.

11) Die relativen Minimalwerthe des zur Ansprache nothwendigen Druckes werden um so rascher erreicht, je höher der Ton ist; um so allmäliger, je tiefer er ist, je näher er also dem Grundton liegt.

12) Die Form einer einzelnen Curve wird durch die anfängliche Spannung der Membran wesentlich mit bestimmt, wie man aus der Vergleichung der den Ton $\overline{e}$ oder $\overline{eis}$ repräsentirenden Curven auf Tabelle V. und IV. abnehmen kann.

13) Die Form der Curve für den Grundton enthält die wesentlichsten Züge der Curven, welche die Töne repräsentiren, in die der Grundton nach und nach übergeführt werden kann.

14) Je näher zwei Töne einander liegen, um so ähnlicher sind die ihnen zugehörigen Curven (man vergleiche — und + $\overline{eis}$, $\overline{fis}$ und + $\overline{fis}$, — $\overline{c}$ und + $\overline{c}$). Dieses läßt voraussetzen, daß sämmtliche zu einem System gehörige Curven ganz allmälig in einander übergehen; die Progression jedoch, mit welcher diese Umwandlung vor sich geht, muß an einzelnen Stellen ungleich rascher geschehen als an anderen, denn die Curven zweier sehr nahe gelegenen Töne sind an einzelnen Punkten sehr nahe bei einander gelegen, an anderen sehr weit entfernt von einander (vergleiche die Curve von $\overline{f}$ und $\overline{fis}$ auf Tabelle IV.).

15) Bei einem bestimmten Neigungswinkel und bestimmten Manometerstand

Digitized by Google

war nie mehr als ein Ton möglich, weshalb auch niemals eine Kreuzung der Curven vorkommen konnte.

16) Wenn die Toncurven auf engere Grenzen zusammenrücken, so wiederholt sich in ihnen nicht die Gestalt der ganzen Curve eines tieferen Tones, sondern innerhalb dieser Grenzen liegt dann ein ihrem Spielraum entsprechend großes Bruchstück der Curve des tieferen Tones, d. h. also, die Windrichtung hat bei einer gewissen Spannung der Membran einen wesentlicheren Einfluß auf die Form der Curve als die Windstärke.

17) Nur in den seltensten Fällen ließe sich vielleicht eine Veranstaltung (Compensation) treffen, daß der Ton der Membran bei allen Windstärken gleich bliebe; dadurch nämlich, daß der Wind die Platte selbst bewegte (cf. Tabelle II.); in der bei weitem größten Mehrzahl der Fälle ist dies aber nicht möglich, weil die Töne bei einer gewissen Stellung der Platte, die voraussichtlich eine Vertiefung des durch die Windstärke erhöhten Tones zur Folge haben sollte, vollständig verstummen.

Die Weite der Spalte zwischen der Membran und der Zinnplatte, welche ich von jetzt an ganz allgemein das Gegenlager nennen will, wurde, wie bereits angedeutet, nicht unbedeutend durch deren verschiedene Neigungsgrade geändert. Da aber mit jeder so hervorgerufenen Aenderung der Weite auch eine Aenderung der Windrichtung unvermeidlich verknüpft war, so kam es darauf an, die Weite allein zu variiren und die Direction des Windstromes constant zu erhalten. Dazu wurde ein Gegenlager benutzt, welches stets in der Ebene der Unterfläche der Membran verharrte, von deren Rand aber allmälig beliebig weit entfernt werden konnte.

	Breite der Ritze in Millimetern.	Ton bei dem niedrigsten Manometerstand.	Manometerstand (in Millimetern.
I.	1	(488,8) — h	25
	2	(488,8) — h	50
			Bei weiterer Ritze spricht kein Ton mehr an.
II.	1	(733,3) — $\overline{\text{fis}}$	50
	2	(733,3) — $\overline{\text{fis}}$	60
			Bei weiterer Ritze spricht kein Ton mehr an.
III.	1	(325,9) — e	30
	3	(325,9) — e	30
	6,5	(266,6) + c	20
			Bei weiterer Ritze spricht kein Ton mehr an.

Hieraus geht hervor, daß eine Vertiefung des Tones durch Vergrößerung der Ritze nur bei den tieferen Tönen zum Vorschein kommt, was man indeß, wie man aus der Vergleichung der Manometerstände erkennen kann, vielmehr oder wenigstens ebenso gut auf Rechnung der Abnahme der Windstärke bringen kann, als auf die jenes Umstandes. Man sieht nämlich, daß bei den

Digitized by Google

höheren Tönen mit Erweiterung der Ritze die Windstärke wachsen muß, um die Ansprache zu ermöglichen; bei den tiefen dagegen gelingt sie schon durch schwächeren Wind bei der weiteren Ritze. Geringere Windstärke und tieferer Ton gehen also ceteris paribus immer Hand in Hand; zugleich aber verlangt jeder Ton auch eine gewisse Entfernung des Gegenlagers, oder eine gewisse Weite der Ritze, welche nicht überschritten werden darf, ohne die Ansprache unmöglich zu machen. Je größer die Spannung, um so enger sind diese Grenzen, je geringer dieselbe, um so weiter sind sie; allein damit wird zugleich die Möglichkeit gegeben, eine neue Bedingung für die Erzeugung eines anderen Tones einzuführen, nämlich die Abschwächung der Windstärke, in Folge dessen der anfängliche Ton sinkt.

Man kann also den Einfluß der Stimmritzenerweiterung so deuten: Indem bei ihr die Ansprache des Tones überhaupt eine Windverstärkung für die höheren Töne verlangt, compensiren sich zwei der wesentlichsten Bedingungen zur Tonerzeugung so weit, daß innerhalb der die Ansprache überhaupt gestattenden Grenzen der Ton unverändert bleibt, während bei den tieferen Tönen, mit weiteren Grenzen der möglichen Ansprache, der Ton sinken muß, weil die Windstärke bei der weiteren Ritze, ohne die Ansprache unmöglich zu machen, sinken kann.

Nachdem der Einfluß von Windstärke und Richtung, sowie der Weite der Ritze auf die Veränderung des Grundtones der Membranen berücksichtigt war, mußte der Einfluß der Berührung der schwingenden Membran selbst näher studirt werden.

Wenn man eine Saite an einer Stelle zwischen Steg und befestigtem Endpunkte berührt, während man sie mit dem Violinbogen streicht, so entsteht bekanntlich ein höherer Ton als der Grundton der Saite. Die Ursache des Entstehens dieser »Flageolettöne« liegt bekanntlich darin, daß sich der schwingende Körper in zwei oder mehrere aliquote Theile abtheilt, welche in entgegengesetzter Richtung schwingen, und deren jeder von dem nächsten durch einen Schwingungsknoten getrennt ist. Theilt sich also die Saite z. B. in zwei gleiche Theile, so ertönt die Octave des Grundtons, theilt sie sich in drei, so entsteht die Quinte dieser Octave ꝛc. Bei dem Kunstgriff, mit welchem die Violinspieler die Flageolettöne auf ihrem Instrument erzeugen, hängt die Anzahl der Theile, in welche sich der schwingende Körper theilt, von der Größe desjenigen Theiles ab, welcher bei der anfänglich erregten Schwingung, die eine fortschreitende sein muß, zuerst in Vibration gerieth[1]). Bezeichnet man demnach den Grundton mit 1, so kommen die Flageolettöne mit den Zahlen 2, 3, 4, 5 ꝛc. überein.

Um nun zu untersuchen, ob bei schwingenden Membranen solche Flageolettöne zu Stande gebracht werden können, was, wie sich zeigen wird, durchaus keine so müßige Frage ist, als es auf den ersten Anblick scheinen könnte, habe ich folgendes Verfahren eingeschlagen. Ueber eine kubische, 1″ hohe Pfeife, deren Seite 4,5 Centimeter maß, wurde eine Zunge mit festem Gegenlager gespannt; ihr Ton bei der geringsten Windstärke bestimmt, und sofort ihre Oberfläche mit einer stumpfen Nadel ganz leise, und darauf mit stärkstem Druck berührt, und zwar successive an den verschiedensten Punkten. Um die Entfernungen der einzelnen Punkte von dem schwingenden Rand sicher zu messen, wurde statt der Nadel eine in Tinte getauchte Rabenfeder benutzt.

[1]) Bindseil, Akustik S. 23 ff.; Weber, Wellenlehre S. 19 ff. 468 ff.

Digitized by

und auf dieſe Weiſe die nach dem Verſuch beſtimmbare Stelle des Druckes markirt, oder die ganze Membran (vulkaniſirter Kautſchuk) mit einem Netz ſich kreuzender Parallellinien überzogen, und die Nadel ſenkrecht auf die verſchiedenen Kreuzungspunkte aufgeſetzt.

In den folgenden Tabellen bezeichnen die bei den Tonbezeichnungen ſtehenden Zahlen die Schwingungsmengen derſelben (Stimmgabelton $\overline{a}$ mit 874 Schwingungen als Grundlage in Rechnung gezogen) und die unter den Tönen ſtehenden Brüche das Verhältniß der Entfernung des berührten Punktes von dem freien Rand der Membran zur Entfernung deſſelben Punktes von der Seite der Pfeife. Der Zähler bezieht ſich auf die erſtgenannte, der Nenner auf die letztgenannte Entfernung. Der unterſtrichene Ton bedeutet den durch ſtärkſten Druck an dieſer Stelle erzeugten, der nicht unterſtrichene den bei leiſeſter Berührung daſelbſt entſtandenen Ton.

I. Tabelle.

Freier, ſchwingender Zungenrand.

Grundton der Membran + as (421,2 Schwingungszahl).

421,2 + as	421,6 — a	430,9 — a	426 + as
$\left(\frac{4,6}{9}\right)$	$\left(\frac{4,5}{11}\right)$	$\left(\frac{4,8}{13,6}\right)$	$\left(\frac{5}{17}\right)$
	426 + as	428,4 — a	426 + as
433 — a	433 — a	444,7 + as	431,6 — a
$\left(\frac{8,6}{9,5}\right)$	$\left(\frac{9,4}{11}\right)$	$\left(\frac{9,8}{14,5}\right)$	$\left(\frac{9,8}{17,1}\right)$
426 + as	472,6 + ais	448,1 + ges	443,6 + a
448,1 + ges	442,5 — ais	448,1 + ges	442,5 — ais
$\left(\frac{13,6}{10}\right)$	$\left(\frac{14,7}{12}\right)$	$\left(\frac{14,3}{14,9}\right)$	$\left(\frac{14,6}{17,5}\right)$
529,7 + $\overline{c}$	529,7 + $\overline{c}$	506,6 — $\overline{c}$	460
466,1 ais	452,8 — ais	457,5 — ais	442,5 — ais
$\left(\frac{18,6}{10}\right)$	$\left(\frac{18,3}{12}\right)$	$\left(\frac{18,2}{14,9}\right)$	$\left(\frac{18,1}{18,1}\right)$
509,6 h	563,9 + $\overline{des}$	521,7 — $\overline{c}$	471,1 + ais
460 — ais	460 — ais	454 — ais	452,8 — ais
$\left(\frac{23,0}{10,5}\right)$	$\left(\frac{23,1}{12,5}\right)$	$\left(\frac{21,5}{15}\right)$	$\left(\frac{22,1}{19}\right)$
554,9 — $\overline{d}$	554,9 — $\overline{d}$	506,6 — $\overline{c}$	443,6 + a
437 a	448,1 + ges	445,6 + a	437 a
$\left(\frac{27,5}{10,8}\right)$	$\left(\frac{27,9}{12}\right)$	$\left(\frac{25,5}{15}\right)$	$\left(\frac{26,1}{18,5}\right)$
496,5 + h	496,5 + h	466,1 ais	437 a
431,6 — a	430,5 — a	433 — a	431,6 — a
$\left(\frac{32,5}{11}\right)$	$\left(\frac{32,9}{12,5}\right)$	$\left(\frac{31,0}{15}\right)$	$\left(\frac{32,1}{18,5}\right)$
451,6 — ais	442,5 — ais	442,5 — ais	426 + as

Digitized by Google

II. Tabelle.

Oberer Holz- (Pfeifen-) Rand.

Äußerer Holzrand.						Freier, schwingender Rand.
	32	393,6 + g 6 27	395,4 + g 5,5 21,5	395,4 + g 5,5 17	345,5 e 5,6 12	
	32	393,6 + g 13 26	402,7 + gis 12,5 21	408,4 + gis 12,6 16	345,5 e 12.6 11,5	
	32	397,2 + g 20 26	410,3 — as 19.5 20,6 426,0 + as	414,2 + gis 19,1 16 506,6 ces	345,5 e 19,2 11	
	31,5	393,6 + g 27 25,5	397,2 + g 26,5 20	404,6 gis 26,1 15,9	345,5 e 26,2 10,5	
	31,5	393,6 + g 34 25,5	397,2 + g 33,5 20	397,2 + g 33,5 15,1	345,5 e 33,7 10,3	
	31,5	37,2 25,5	37,0 20	36,5 16	36,7 11	

Grundton der Membran + g (396,4 Schwingungszahl).

Die Gesetze, welche sich aus diesen Beobachtungsreihen erschließen lassen, machen sich bei der zweiten Tabelle, wo die einzelnen Berührungspunkte viel mehr symmetrisch gelegen sind, bemerklicher als bei der ersten.

Vor Allem sieht man, daß die Berührungspunkte, bei welchen der höchste Ton zum Vorschein kommt, nahezu in der Mitte der ganzen Membran gelegen sind, und daß sich niemals durch die Berührung (mag sie stark oder schwach sein) die ganze Membran in aliquote für sich schwingende und durch Knotenlinien von einander geschiedene Regionen theilt, auch entsteht bei dem Fortrücken der Nadel über der Oberfläche der Membran nicht ein sprungweises, sondern ein ganz allmäliges Uebergehen der Töne in einander.

Bei horizontal gelagerten Membranen entstehen somit in Folge ihrer Berührung an den verschiedenen vom Rande entfernteren Punkten durchaus keine Flageolettöne, sondern die Membran theilt sich immer nur in zwei Partien, von welchen die eine nur tönend schwingt, nämlich die, deren Masse am größten ist.

In Beziehung auf die anfängliche auffallende Vertiefung des Tones bei der Berührung der dem Rand am meisten nahe gelegenen Punkte auf der II. Tabelle liegt der Erklärungsgrund darin, daß durch die Berührung die Ritze erweitert wurde, indem sich der freie Rand gegen die berührende Nadel zurückbog, ein Umstand, welcher bei der schwächeren Spannung dieser Membran leichter eintreten konnte als bei der stärkeren Spannung der anderen Membran; bei dieser letzteren fand sich aus demselben Grunde der höchste

Digitized by Google

Ton für den schwächsten und stärksten Druck nicht an derselben Stelle, indem auch hier durch den stärksten Druck näher am Rand die Ritze erweitert und dadurch die Wirkung des Druckes einigermaßen compensirt wurde.

Diese Betrachtungen bilden am schicklichsten den Uebergang zu den

zweilippigen Zungen,

d. h. zu einer Anordnung, bei welcher über eine ganz kurze 1″ hohe Windröhre oder Pfeife zwei Zungen nebeneinander so gespannt sind, daß sie entweder eine spaltförmige Ritze zwischen sich lassen, oder so, daß der Rand der einen etwas über den Rand der zweiten herüberreicht. Beide Zungen decken horizontal die Oeffnung der Pfeife.

Je enger der Spaltraum zwischen den Membranrändern ist, um so leichter sprechen sie an, auch erfolgt die Tönung leichter, wenn die Ränder sich etwas decken; der Ton ist aber in diesem Fall nicht so rein, als wenn sie sich nicht berühren, indem er etwas Schnarrendes hat, ähnlich wie die sogenannten Klirr- oder Schnarrwerke der Orgel.

Was nun die Töne betrifft, welche bei der Combination zweier membranöser Zungen zu Stande kommen, so ist hiebei eine zweifache Art der Anordnung zu berücksichtigen: entweder nämlich sind beide Zungen gleich gestimmt, oder sie haben verschiedene Stimmung. Durch Anblasen der einen Zunge und dann der anderen mit dem Tubulus, während die Schwingung der nicht zu prüfenden auf irgend welche Weise momentan verhindert wird, überzeugt man sich, ob das Eine oder das Andere der Fall ist.

Hat man nun zwei Zungen gleich gestimmt und den Ton ermittelt, welchen sie bei dem Ansprechen mit dem Tubulus geben, so tritt, wenn sie beide gemeinschaftlich von einem ganz kurzen Windrohr aus angesprochen werden, ein tieferer Ton auf als der ist, welchen sie, vereinzelt angesprochen, gegeben haben. Es ertönt z. B. statt a: gis, statt c: h u. s. f. Dies kann nicht von der Verschiedenheit der Ansprache an sich herrühren; denn variirt man diese in derselben Weise bei einer Zunge, so erhöht sich, wie J. Müller[1]) zeigte, der Ton bei dem Blasen durch das Rohr. Ich kann nur vermuthen, daß die Differenz der Windstärke an diesem Phänomen Ursache ist. Ich habe nämlich sehr häufig beobachtet, daß eine Membran viel leichter tönt, wenn sie ein elastisches, als wenn sie ein festes Gegenlager hat. Wir haben nachgewiesen, welch großen Einfluß die Stellung des letzteren auf die zur Erzeugung eines gewissen Tones nöthige Windstärke hat, und auf wie feine Nüancen in der Stellung dieses Gegenlagers es ankommt. Es ist ferner gezeigt worden, daß bei an sich ungünstigeren Verhältnissen eine andauernde Tönung in vielen Fällen dadurch erzeugt werden kann, daß man momentan die Verhältnisse günstiger macht. Bei einem elastischen durch den Windstrom selbst beweglichen Gegenlager ist jener im Stande, die zur Ansprache geeignetste Lage des letzteren dann und wann, und bei der vollkommenen Elasticität der Kautschukplatte periodisch und regelmäßig wiederkehrend herbeizuführen, so daß also im Ganzen die Ansprache erleichtert wird. Je geringere Manometerwerthe die Windstärke für die Production eines Tones überhaupt hat, um so tiefer ist dieser Ton, wie ebenfalls aus den früher mitgetheilten Tabellen hervorgeht.

Um eine Membran mit dem Tubulus anzusprechen, braucht es immer

[1]) Physiologie Bd. II. S. 152.

Digitized by Google

einer nicht unbedeutenden Windstärke, und ich glaube daher, daß die Vertiefung der beiden Zungentöne bei ihrer gemeinschaftlichen Ansprache durch das Rohr davon herrührt, daß, um sie überhaupt tönend zu machen, ein geringerer Luftdruck nöthig ist. Begreiflich ist, daß man keine vergleichenden Experimente über die Windstärke bei diesen beiden Modificationen der Ansprache machen kann, weil sich die Intensität des Windstromes, welcher den Zungenrand vom Tubulus aus trifft, nicht bestimmen läßt.

Ist die Stimmung beider Zungen ungleich, so kann sich Verschiedenes ereignen, entweder man hört zwei Töne: nämlich die beider Zungen zugleich; dies ist der seltnere Fall; oder man hört nur den Ton der einen Zunge; dies ist der häufigste Fall; oder man hört einen zwischen den beiden Zungentönen in der Mitte gelegenen Näherungs- oder Accommodationston.

J. Müller hat als Regel hiebei aufgestellt: »Diejenige Lamelle tönt, welche bei dem jedesmaligen Anspruch des Blasens am leichtesten in Schwingungen versetzt werden kann, und ist der Anspruch der Bewegung beider Lamellen angemessen, so können sogar beide schwingen und sich zu einem einfachen Ton accommodiren.« Nachdem nun im Früheren gezeigt worden, von wie vielerlei Dingen gleichzeitig die Leichtigkeit der Ansprache abhängt, läßt sich abnehmen, wie wenig man im Stande ist, von vorne herein zu bestimmen, welcher der verschiedenen Fälle eintreten müsse.

In Beziehung auf die Accommodation der Schwingungen zweier Membranen warnt Müller vor einem Irrthum, welcher sich bei derlei Beobachtungen leicht einschleichen könne. Er erzählt dabei einen Versuch, bei welchem beide Zungen um eine Octave verschieden gespannt gewesen wären; das Instrument gab angesprochen b, die höher gespannte Membran gab gegen eine ihr gegenüber liegende feste Platte f über h. »Hier schien,« fährt er fort, »eine Accommodation stattgefunden zu haben, und das allein f gebende Blatt schien mit dem eine Octave tiefer gestimmten Blatte h zu geben; aber die Accommodation war nur scheinbar; denn wenn ich die tiefer gestimmte Lamelle zurückzog und eine feste Platte von Pappe so gegen die höher gestimmte Lamelle stellte, daß die beiden Ränder nicht mehr ganz gegenüber lagen, sondern die feste Platte etwas vor der elastischen Lamelle vorragte, so gab diese, allein angesprochen, nicht mehr f, sondern h, wie sie gegeben hatte, als die Spalte von zwei Lamellen begrenzt war. Die feste Platte hatte hiebei ganz dieselbe Stellung, welche die tiefer gestimmte Platte beim Blasen erhält, wenn sie ungleich die Spalte begrenzt.«

Da man nun bei zweilippigen Zungen die Stellung der einen zur anderen niemals so in die Gewalt bekommen kann, wie die Stellung einer festen Platte gegen eine Zunge in unseren früheren Versuchen, so mußte ich davon abstehen, in diese Verhältnisse weiter einzudringen, als dies bis jetzt möglich gewesen. Ich begnügte mich damit, eine Membran a über die kurze kubische Pfeife zu spannen, und in ihrer Lage und Spannung ein für allemal zu fixiren. Eine Platte Pappe wurde in verschiedene Stellungen gebracht und derjenige Ton als Grundton notirt, welcher bei dem geringsten Druckwerth der Windstärke eben noch hörbar und unterscheidbar wurde. Dann wurde eine zweite Zunge b über die Pfeifenöffnung gelagert und hinter einander in verschiedene Spannungsgrade versetzt.

Z. B. der Grundton der Zunge war a = f (349,6). Der Ton, welcher bei den einzelnen Spannungsgraden der Zunge b von beiden Zungen gemeinschaftlich producirt wurde, war:

Digitized by Google

I. + g (392,8)
II. — a (431,6)
III. — $\overline{es}$ (602,7)
IV. $\overline{fis}$ (728,3)

Wurde nun mit einer feinen Nadel die eine oder die andere Membran ganz leise berührt, und zwar ungefähr in der Mitte ihrer Breite und Länge, so veränderte sich der beiden Zungen gemeinschaftliche Ton, und zwar wurde er nahe um ½ Ton höher.

Als der gemeinschaftliche Ton — $\overline{es}$ (602,7) war, rief die Berührung der Membran a in ihrer Mitte den Ton — $\overline{d}$ (592,5) hervor, die Berührung der Membran b den Ton — $\overline{e}$ (647,4).

Stehende Wellen bilden sich auf einer die Zungenfläche bedeckenden Wasserschicht stets gleichzeitig sowohl auf der einen als anderen Membran, welche der oben angeführten Resultate ihr gleichzeitiges Ansprechen zur Folge haben mag.

Niemals also bildet die eine Zunge eine vollkommen unbewegliche Grenzschicht, und die Schwingungen, welche sie (erkennbar) macht, sind, wenn nur ein Ton gehört wird, entweder tonlos, oder den Schwingungen der anderen Membran accommodirt. Daß sie das Erstere wenigstens in der bei weitem größeren Mehrzahl der Fälle nicht sind, geht daraus hervor, daß die geringste Modification der Schwingung der einen oder anderen Membran eine Veränderung des gemeinschaftlichen Tones herbeiführt; dies wäre ganz unmöglich, wenn sich die eine Membran allein nur tönend verhielte. Es sind mir wohl auch einige Fälle vorgekommen, in welchen die Berührung der einen Membran vollkommen erfolglos auf den Ton geblieben ist, und dies ereignete sich, wenn die berührte Membran beträchtlich, etwa um die Hälfte, schmäler war als die andere; aber auch auf ihr zeigte eine dünne Wasserschicht sehr regelmäßige stehende Wellen.

Die Vertiefung des Tones in dem einen Fall konnte nicht von einer mit der Berührung verbundenen Erweiterung der Ritze herrühren; denn sonst hätte dieselbe Berührung an der genau symmetrischen Stelle des zweiten Bandes den gleichen Erfolg haben müssen; vielmehr muß angenommen werden, daß durch diese Manipulation auf irgend welche Weise die Schwingung des primär schwächer gespannten Bandes begünstigt worden sei.

Ich glaube demnach wenigstens behaupten zu dürfen, daß ein gegenseitiger Einfluß der Schwingungen beider Membranen möglich und nachweisbar sei, muß es aber dahingestellt lassen, ob man sich denken wolle, es risse die Schwingungsmodification im einen Band das andere zu einer ähnlichen mit fort, oder accommodirte sich zugleich einigermaßen der letzteren; oder ob man der Vorstellung Raum geben wolle: es würde durch die mittlere Lage und Stellung der einen Zunge während der Dauer des Windstromes, ähnlich wie durch eine feste Platte, die Ansprache bald der einen, bald der anderen Zunge begünstigt und für eine bestimmte Windstärke der dabei auftretende Ton dadurch gleichzeitig bestimmt.

Was über die Neigungsgrade der Zungenpaare gegen den Windstrom hier zu sagen wäre, ist schon früher berührt worden, und wir haben nur noch Einiges in Beziehung auf die unter einem gewissen Winkel

gegeneinander geneigten Zungen

zu erwähnen.

Digitized by Google

Sie werden auf den künstlichen Kehlkopf oder auf ein einfaches Rohr aufgesetzt, und können im letzteren Fall durch beschwerte Klemmen in verschiedene Spannungsgrade versetzt werden. Die möglichen Modificationen der Ansprache sind hier viel geringer, und beziehen sich lediglich auf die Weite des Spaltes zwischen ihnen, welche auch hier bei den geringeren Spannungsgraden von größerem Einfluß ist als bei den höheren. Wie bei den horizontal gelagerten, läßt sich auch bei ihnen jeder Ton auf zweierlei Methoden erzeugen, nämlich durch schwächsten Wind bei gewisser Spannung, und dann durch geringe Spannung und stärkeren Wind. Weil aber hier leichter als bei den anderen Zungen die Gewichte als annähernder Ausdruck der zur Tonerzeugung nöthigen Spannung benutzt werden dürfen (cf. unten 661 ff.), können auch die entsprechenden Werthe der Windstärke besser in ihrem Verhältniß zu den spannenden Gewichten erkannt werden, wie die nachfolgende Tabelle zeigt.

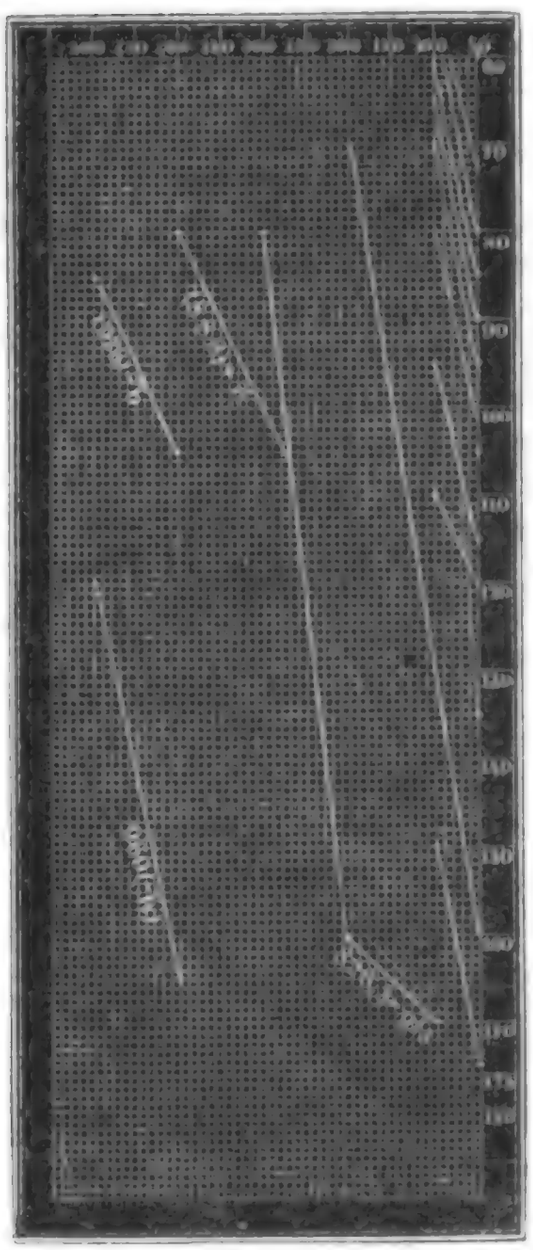
Digitized by Google

Spannendes Gewicht in Grammen.	Töne mit ihren Schwingungsmengen ($\overline{a} = 880$).														
	+ $\overline{e}$ 661,6	$\overline{fes}$ 676,8	+ f 695,6	$\overline{f}$ 704	+ f 712,5	+ f 715,5	− $\overline{fis}$ 748,9	+ $\overline{fis}$ 755,3	− $\overline{g}$ 775,3	− $\overline{gis}$ 820	− $\overline{gis}$ 826,3	+ $\overline{a}$ 888	− $\overline{b}$ 926	− $\overline{h}$ 960	
50	6		80	85	90	95	115	120	160	175					Die bei vorstehenden Spannungen nothwendigen Manometerstände in Millimetern Wasserdruck.
80		73													
90			60												
100				60	65	70	95	110	130	150	170				
200									70		160				
270												105			
300											80				
400												81	105	165	
500													85	120	

Digitized by Google

Das Verhältniß, in welchem die Windstärke gegenüber der Verringerung des spannenden Gewichtes wachsen muß, bleibt hiernach innerhalb wenigstens nicht allzukleiner Grenzen constant, ist aber nicht bei allen primären Spannungsgraden gleich, vielmehr bestimmt das anfänglich spannende Gewicht, wie viel Gramme desselben durch eine bestimmte Einheit der auf Wasserdruck reducirten Windstärke vertreten werden können, ohne daß es mir gelungen ist, das Gesetz, nach welchem dieses geschieht, in einen allgemeinen Ausdruck zu fassen.

Fig. 142.



Das über die spannenden Gewichte selbst noch zu Erwähnende bleibt einem späteren Abschnitt vorbehalten.

In Beziehung auf die Flageolettöne, welche durch Berührung der tönenden Zunge mit einer stumpfen Spitze in einiger Entfernung vom Rand hervorgerufen wurden, zeigte sich dasselbe Verhältniß, wie bei den horizontal gelagerten Zungen: nämlich der höchste Ton $\overline{\overline{\text{fis}}}$ entstand bei Berührung der Mitte der Linie, auf welcher mit der Nadel von dem einen zum anderen Endpunkt der Zunge hingefahren wurde.

Außer dem schon Erwähnten und später noch gelegentlich zu Bemerkenden zeigen die so gelagerten Zungen keinen bemerkenswerthen Unterschied von den horizontal gelagerten.

β. Zungen mit Wind- und Ansatzrohr.

Auch hier behalten wir vor Allem die membranösen Zungen im Auge, indem sie mit unserem Gegenstand in nächstem Zusammenhang stehen, und werden auf die von Weber so genau untersuchten Verhältnisse der metallischen Zungen zu Wind- und Ansatzrohr der Kürze wegen nur an denjenigen

Digitized by Google

Stellen eingehen, wo sich wesentliche Unterschiede zwischen den metallischen und membranösen Zungen bemerklich machen.

Ansatz- und Windrohr sind Bezeichnungen für ein und denselben Theil eines Zungenwerkes, und beziehen sich nur auf den Ort, an welchem sie liegen; denn unter dem Windrohr versteht man eine Röhre, durch welche der Wind zu der Zunge, unter Ansatzrohr eine solche, durch welche der Wind von der Zunge weg geht.

Verbindet man nun membranöse Zungen nur mit einem Ansatzrohr und macht die Versuche mit einlippigen Zungen und festem Gegenlager, so erhält man je nach der Länge des Ansatzrohres verschiedene Töne, und zwar beobachtete unter Anderem J. Müller folgende Einwirkungen der Längen solcher Ansatzröhren von 1″ Durchmesser auf die Zungentöne.

I.

Grundton der für sich angesprochenen Zunge: $\overline{h}$.

Länge des Ansatzrohres.	Töne.	Länge des Ansatzrohres.	Töne.
0	$\overline{h}$	22″,4‴	$\overline{ais}$
1″ 2‴	$\overline{ais}$	23″	$\overline{g}$
2″	$\overline{a}$	25″ 6‴	$\overline{fis}$
3″	$\overline{gis}$	27″ 6‴	$\overline{f}$
7″ 6‴	$\overline{g}$	32″	$\overline{e}$
9″	$\overline{fis}$	39″,6‴	$\overline{dis}$
10″	$\overline{f}$	40″	$\overline{g}$
13″	$\overline{e}$	42″,3‴	$\overline{fis}$
17″	$\overline{dis}$	45″	$\overline{f}$

II.

Grundton der für sich angesprochenen Zunge: $\overline{\overline{cis}}$ (durch ein 3″ langes Windrohr angesprochen).

Länge des Ansatzrohres.	Töne.	Länge des Ansatzrohres.	Töne.
0	$\overline{\overline{cis}}$	22″ 6‴	$\overline{a}$ und $\overline{\overline{cis}}$
6″	$\overline{\overline{c}}$	23″—29″	$\overline{\overline{cis}}$
6″ 9‴	$\overline{h}$	30″	$\overline{\overline{c}}$
7″ 6‴	$\overline{ais}$	31″	$\overline{h}$ und $\overline{\overline{cis}}$
9″	$\overline{a}$	36″	$\overline{\overline{cis}}$
9″ 6‴	$\overline{a}$ und $\overline{\overline{cis}}$	40″	$\overline{\overline{c}}$
10″—17″	$\overline{\overline{cis}}$	45″	$\overline{h}$ und $\overline{\overline{ais}}$
20″	$\overline{\overline{cis}}$		

Digitized by Google

III.

Grundton der für ſich ohne Windrohr angeſprochenen Zunge: $\overline{\overline{\text{dis}}}$.

Länge des Anſatzrohres.	Töne.	Länge des Anſatzrohres.	Töne.
0	$\overline{\overline{\text{dis}}}$	13″	$\overline{\overline{\text{c}}}$
3″	$\overline{\overline{\text{d}}}$	17″ 6‴	$\overline{\text{h}}$
4″ 6‴	$\overline{\overline{\text{cis}}}$	20″ 6‴	$\overline{\text{ais}}$
5″	$\overline{\overline{\text{c}}}$	22″	$\overline{\text{a}}$
6″ 6‴	$\overline{\text{h}}$	23″ 6‴	$\overline{\text{gis}}$
7″	$\overline{\text{ais}}$	26″ 6‴	$\overline{\text{gis}}$ und $\overline{\text{h}}$
8″	$\overline{\text{a}}$	31″	$\overline{\text{ais}}$
9″ 6‴	$\overline{\text{gis}}$	35″	$\overline{\text{a}}$
10″	$\overline{\text{gis}}$ und $\overline{\overline{\text{cis}}}$	39″	$\overline{\text{gis}}$
11″	$\overline{\overline{\text{cis}}}$	41″	$\overline{\text{gis}}$ und $\overline{\text{h}}$
		45″	$\overline{\text{ais}}$

IV.

Grundton der für ſich ohne Windrohr angeſprochenen Zunge: $\overline{\overline{\text{e}}}$.

Länge des Anſatzrohres.	Töne.	Länge des Anſatzrohres.	Töne.
3″	$\overline{\overline{\text{dis}}}$	20″	$\overline{\text{h}}$
3″ 9‴	$\overline{\overline{\text{d}}}$	24″	$\overline{\text{a}}$
4″ 9‴	$\overline{\overline{\text{cis}}}$	28″	$\overline{\overline{\text{dis}}}$
5″ 6‴	$\overline{\overline{\text{c}}}$	29″,6‴	$\overline{\overline{\text{d}}}$
6″ 2‴	$\overline{\text{h}}$	30″	$\overline{\overline{\text{c}}}$
7″ 4‴	$\overline{\text{ais}}$	30″ 6‴	$\overline{\text{h}}$
10″	$\overline{\text{a}}$	34″	$\overline{\text{ais}}$
13″ 6‴	$\overline{\overline{\text{e}}}$	35″	$\overline{\text{a}}$
15″	$\overline{\overline{\text{d}}}$	41″,6‴	$\overline{\overline{\text{dis}}}$ und $\overline{\overline{\text{e}}}$
15″ 8‴	$\overline{\overline{\text{cis}}}$	42″	$\overline{\overline{\text{c}}}$
17″ 6‴	$\overline{\overline{\text{c}}}$	43″	$\overline{\text{h}}$

V.

Länge des Ansatzrohres.	Ton.	Länge des Ansatzrohres.	Ton.	Länge des Ansatzrohres.	Ton.
3″ 6‴	f	11″ 3‴	f	33″	f
4″	e	12″	e	34″ 3‴	e
4″ 6‴	dis	12″ 6‴	dis	35″ 6‴	dis
5″	d	14″	d	38″ 6‴	dis und c
6″	cis	17″ 6‴	dis	40″	dis
6″ 8‴	c	19″	dis und c	42″	d
7″ 6‴	h	20″ 3‴	h	42″ 9‴	cis
8″	ais	21″	ais	43″ 4‴	c
8″ 6‴	a	22″ 6‴	a	44″ 4‴	h
9″	gis	24″	gis	44″ 6‴	ais
9″ 6‴	g	25″	g	45″	a
10″	fis	29″ 9‴	fis	46″	gis

Im Allgemeinen zeigt sich bei dieser Versuchsreihe eine Uebereinstimmung mit den Resultaten, welche man durch die Verbindung verschieden langer Ansatzröhren mit metallischen Zungen erhält. Man findet nämlich, daß auch hier durch allmälige Verlängerung des Ansatzrohres der Grundton der für sich allein angesprochenen Zunge um ein gewisses Intervall vertieft wird, bei einer gewissen Länge zu einem hohen Ton hinaufspringt, sich bei fortschreitender Verlängerung wieder vertieft, dann wieder zu einem hohen Ton überspringt u. s. f.

Vergleicht man aber die von Weber festgestellten Gesetze für derartige Tonveränderungen bei Pfeifen mit metallischen Zungen genauer mit jenen Resultaten, welche die membranösen Zungen liefern, so stellen sich mehrfache Unterschiede heraus, von welchen folgende hier hervorzuheben sind [1]).

Es ist zu erwähnen, daß man zunächst zu untersuchen hat, welche Länge die Luftsäule einer an beiden Enden offenen Röhre von dem Durchmesser der an das Mundstück angefügten haben müsse, wenn sie den Ton, welchen das Mundstück für sich giebt, als ihren Grundton hervorbringen soll. Bezeichnet man nun den vierten Theil der Länge einer derartigen Luftsäule mit a, so gilt als Gesetz bei den metallischen Zungen, daß die Töne während der allmäligen Veränderung der Luftsäulenlänge von a zu 4 a in immer rascherer Progression sinken, und zuletzt bei der Verlängerung von 3 a zu 4 a genau so schnell sinken als die Röhrenlänge zunimmt, in welch letzterem Fall (nämlich wenn eben 4 a erreicht worden) der Ton genau um eine Octave tiefer geworden ist, als der Grundton der Zunge für sich.

In jenen Versuchen an membranösen Zungen vertiefte sich dagegen der Ton nur bei V. über eine Octave hinaus, bis zu einer Decime; bei I. nur bis zu einer kleinen Sext, bei den übrigen Nummern höchstens bis zu einer Quarte.

[1]) Cf. Bindseil, Akustik S. 511.

Digitized by Google

Ferner müßte bei vollkommener Uebereinstimmung beider Classen von Zungenpfeifen der Sprung zu dem hohen Ton dann stattfinden, wenn die Länge des Ansatzrohres diejenige erreicht, welche eine offene Pfeife mit dem der Zunge an sich zukommenden Grundton giebt, oder wenn diese Länge ein Multiplum dieser Pfeifenlänge beträgt. Bei I. tritt aber der Sprung statt bei 12″ 3‴, bei 22″ 4‴; bei IV. statt bei 9″ 5‴ oder 10″, bei 13″ 6‴ ein. Bei V. tritt er statt bei 9″, bei 19″ ein, und nur bei II. tritt er annäherungsweise, bei III. vollkommen an der bei metallischen Zungen beobachteten Grenze der Ansatzlängen auf.

Springt endlich der Ton bei der letzteren Classe nach gewissen Verlängerungen immer wieder auf den Grundton der Zunge zurück, so ist dieses bei den angeführten Versuchen nicht der Fall. Die Differenz kann wie bei V. selbst eine Quarte erreichen.

Hievon sehr abweichende Resultate erhielt Rinne[1]). Er sagt, daß er ohne Veränderung der Ergebnisse statt einer stärker gespannten Zunge, neben welcher die zweite schwang, eine Holzplatte als Gegenlager anwenden konnte, führt dafür keine eigene Beobachtungsreihe an, so daß wir also hier schon seine Experimente mit zweilippigen Zungen anführen müssen, von welchen wir folgende auswählen:

I. Stimmung der Zungen: — $\overline{\text{fis}}$ und — $\overline{\text{fis}}$.			II. Stimmung der Zungen: $\overline{\text{g}}$ und $\overline{\text{dis}}$.		
Länge des Ansatzrohres.	Ton.	Bemerkungen.	Länge des Ansatzrohres.	Ton.	Bemerkungen.
0″	— a	Der Ton fällt.	0″	+ $\overline{\text{fis}}$	Der Ton fällt.
5″	$\overline{\text{gis}}$		2″	$\overline{\text{fis}}$	
9″	— $\overline{\text{gis}}$ — $\overline{\text{ais}}$	Bei starkem Blasen — $\overline{\text{ais}}$.	9″	+ $\overline{\text{f}}$	
11″	$\overline{\text{a}}$	Der Ton fällt	11″	— $\overline{\text{g}}$	Sprung.
25″	$\overline{\text{gis}}$		27″	$\overline{\text{fis}}$	Der Ton fällt.
37″	— $\overline{\text{gis}}$		42″	— $\overline{\text{fis}}$	
39″	— $\overline{\text{gis}}$ — $\overline{\text{a}}$	— $\overline{\text{gis}}$ nur beim leisesten Blasen.	44″	$\overline{\text{g}}$	Sprung.

Hiernach also erscheint die Einwirkung der Ansätze auf die Zungentöne von außerordentlich untergeordnetem Rang gegenüber den Erfahrungen, welche J. Müller an seinen Apparaten gemacht hat; obwohl auch er einigemale, wenn auch nur ausnahmsweise, ähnliche Resultate bekam. Rinne hat nun gerade diese Fälle genauer untersucht und sich überzeugt, daß die durch angrenzende Luftsäulen überhaupt bewirkten Abänderungen in der Tonhöhe der Zungenpfeifen um so größer werden, je verschiedener die Spannung beider Zungen ist, weshalb auch bei Nro. II, wo die meiste Analogie mit einlippigen Zungen und festem Gegenlager vorhanden war, die Tonveränderungen größer ausfielen als bei Nro. I, und noch mehr als in anderen Fällen, wo die Spannungsgrade beider Zungen noch geringere Differenzen zeigten.

[1]) Müller's Archiv 1850. S. 9 ff.

Digitized by Google

Bei einer so großen Abweichung der Resultate von einander schien es mir nicht überflüssig, diese Verhältnisse selbst noch einmal zu prüfen, und zwar mit Benutzung eines Materials, welches Rinne's Vorwürfe nicht so treffen können wie den gewöhnlichen Kautschuk, und mit Rücksichtnahme auf die Windrichtung, d. h. auf die Stellung des Gegenlagers, da zu erwarten war, daß die Verschiedenheit in den Ergebnissen beider Forscher vielleicht auch von Ursachen abhängig gewesen sei, welche in der Anordnung der Apparate selbst ihre Quelle hatten. Ich wandte deshalb vulkanisirten Kautschuk an, welcher bekanntlich den Temperaturschwankungen viel mehr trotzt und eine viel vollkommnere und dauerhaftere Elasticität besitzt als der nicht vulkanisirte. Zweitens spannte ich die Membran über meinen oben beschriebenen Apparat, an welchem die Stellung des Gegenlagers (der Zinnplatte) direct gemessen werden konnte. Meine Ansatzröhren waren von steifer Pappe und die Ergebnisse der Versuche folgende:

Länge der Ansatzröhren in Centimetern.	Neigungswinkel der Zinnplatte. Bei 90°		Bei 83°		Bei 58°	Bei 0°
4,1	− $\overline{\text{dis}}$ 624,1	+ $\overline{\text{gis}}$ 858	+ $\overline{\text{dis}}$ 640	+ $\overline{\text{gis}}$ 858	− $\overline{\text{gis}}$ 839	− $\overline{\text{dis}}$ 626,3
8,2	− $\overline{\text{dis}}$ 621,9	+ $\overline{\text{gis}}$ 854	+ $\overline{\text{dis}}$ 640	+ $\overline{\text{gis}}$ 858	− $\overline{\text{gis}}$ 839	
12,3	+ $\overline{\text{d}}$ 617	− $\overline{\text{gis}}$ 838	+ $\overline{\text{dis}}$ 640	− a 857	− $\overline{\text{gis}}$ 839	
16,4	+ $\overline{\text{d}}$ 617	− $\overline{\text{gis}}$ 838	+ $\overline{\text{dis}}$ 640	+ $\overline{\text{gis}}$ 854	+ $\overline{\text{gis}}$ 850	+ $\overline{\text{d}}$ 615
20,5	+ $\overline{\text{d}}$ 617	− a 857	+ $\overline{\text{dis}}$ 633	− $\overline{\text{a}}$ 856	+ $\overline{\text{gis}}$ 850	
		Sprung				
2,6	+ $\overline{\text{d}}$ 617	− $\overline{\text{gis}}$ 838	− $\overline{\text{dis}}$ 624,1	− $\overline{\text{a}}$ 856 8	− $\overline{\text{gis}}$ 839	− $\overline{\text{dis}}$ 621,9
28,7	− $\overline{\text{dis}}$ 618,4	+ $\overline{\text{gis}}$ 854	− $\overline{\text{dis}}$ 621,9	+ $\overline{\text{gis}}$ 858	− $\overline{\text{gis}}$ 839	
32,8	− $\overline{\text{dis}}$ 618,4	− $\overline{\text{gis}}$ 839	$\overline{\text{dis}}$ 633	− $\overline{\text{a}}$ 856	− $\overline{\text{gis}}$ 839	+ $\overline{\text{d}}$ 610,5
36,9	− $\overline{\text{dis}}$ 624,1	− $\overline{\text{gis}}$ 839	− $\overline{\text{dis}}$ 628	+ $\overline{\text{gis}}$ 858	+ $\overline{\text{gis}}$ 850	− $\overline{\text{dis}}$ 619,7
Größte Differenz der Tonschwingungen:	7,1	20	18,1	4	11	11,3

Digitized by Google

Weitere Verlängerungen der Ansätze vergrößerten die Schwankungen nicht; die Einflüsse der Neigungswinkel überhaupt zeigten sich nicht sehr ergiebig, eher noch die Verhältnisse dieser zu dem jedesmaligen Spannungsgrad der Membran.

Bei Membranen, welche mit dem Tubulus angesprochen werden, hat unter gewissen Umständen die Ansatzröhre einen Einfluß auf die Töne. In Müller's Versuchen sind die Längen der Röhren bis zu 45″ 4‴ variirt und die Spannungen der Membranen.

Dabei war bei der Stimmung der Membran auf $\overline{h}$.	Der tiefste Ton: $\overline{gis}$.	Der höchste Ton: $\overline{ais}$.	Tonumfang: übermäßige Secunde.
Bei 3¼ Zoll langer Ansatzröhre war der Ton $\overline{\overline{c}}$	$\overline{h}$	$\overline{\overline{c}}$	halber Ton.
„ „ „ „ „ „ „ „ $\overline{dis}$	$\overline{d}$	$\overline{dis}$	kleiner halber Ton.
„ 2¼ „ „ „ „ „ „ $\overline{h}$	$\overline{ais}$	$\overline{h}$	halber Ton.

Rinne hat diese Versuchsreihe vervollständigt, indem er das Material des Gegenlagers und die Größe des Spaltes zwischen ihm und der Zunge ebenfalls variirte, wobei sich zeigte, daß die Längen der Ansatzröhren ohne allen Einfluß bleiben, wenn eine den Rahmen zur Hälfte deckende Membran bei Abwesenheit irgend eines Gegenlagers mit dem Tubulus angesprochen wird; daß der Ton höchstens innerhalb der Grenzen eines halben Tones variirt wurde, wenn ein elastisches Gegenlager den vorher frei gelassenen Raum des Rahmens zur Hälfte deckte; daß der Einfluß der Ansatzröhren beträchtlicher wurde, wenn das elastische Gegenlager zwischen sich und der tönenden Membran nur einen schmalen Spalt frei ließ; denn dann betrug der Tonumfang mehr als eine übermäßige Secunde. Je mehr endlich die Breite des Spaltes vergrößert wurde, um so geringer fielen die Variationen des Tones in Folge verschieden langer Ansätze aus.

Was den Einfluß der Längenverschiedenheit des Windrohres auf die Zungentöne anbetrifft, so hat Rinne gefunden, daß auch hiebei Verschiedenheiten in dem Erfolg auftreten, welche von ähnlichen Normen beherrscht sind wie die Einflüsse des Ansatzrohres. Nur hat die dichtere Luftsäule des Windrohres einen größeren Einfluß auf die Tonhöhe als die dünnere des Ansatzrohres. Zur Bestätigung dieses seines Ausspruchs, mögen hier nur einige seiner Versuche Platz finden.

Digitized by Google

Stimmung der Zungen: — $\overline{\overline{e}}$ und — h.

Länge des Windrohres.	Ton.		Länge des Ansatzrohres.	Ton.	
1″	— cis	Der Ton fällt.	0″	— $\overline{\overline{c}}$	Der Ton fällt.
4″	$\overline{\overline{c}}$		7″	— $\overline{\overline{c}}$	
8″	— $\overline{\overline{c}}$				
10″	+ $\overline{h}$ — $\overline{\overline{d}}$	(+ h bei schwachem, — d bei starkem Blasen.	9″	— $\overline{\overline{cis}}$	Sprung.
16″	$\overline{\overline{cis}}$	Der Ton fällt.			Der Ton fällt.
21″	$\overline{\overline{c}}$		23″	$\overline{c}$	
34″	+ $\overline{h}$ + $\overline{\overline{cis}}$	Sprung bei starkem Blasen.	30″	+ $\overline{h}$	
			33″	— $\overline{\overline{cis}}$	Sprung.

Stimmung der Zungen: $\overline{\overline{f}}$ und $\overline{a}$.

Länge des Windrohres.	Ton.		Länge des Ansatzrohres.	Ton.	
1″	$\overline{h}$	Der Ton fällt.	0″	+ $\overline{ais}$	
4½″	$\overline{ais}$		2″	$\overline{ais}$	
10½″	— $\overline{ais}$	Bei schwachem,	7″	— $\overline{ais}$ $\overline{\overline{c}}$	Sprung bei starkem Blasen.
	$\overline{\overline{dis}}$	bei starkem Druck.	9″	$\overline{h}$	
13¼″	$\overline{\overline{d}}$		16″	$\overline{ais}$	
17″	$\overline{\overline{cis}}$			$\overline{a}$	
22″	$\overline{\overline{c}}$	Der Ton fällt.	33″	+ $\overline{a}$	
27″	$\overline{h}$		35″	— $\overline{h}$	

Digitized by Google

Stimmung der Zunge: $\overline{\overline{f}}$ und $\overline{gis}$.

Länge des Windrohres.	Ton.		Länge des Ansatzrohres.	Ton.	
1″	$\overline{h}$		0″	$-\overline{ais}$	Der Ton fällt.
4½″	$\overline{ais}$		7″	$\overline{a}$	
11″	$+\overline{a}$	Bei starkem Blasen: $-\overline{\overline{dis}}$.	9″	$-\overline{a}+\overline{ais}$	+ ais bei starkem Blasen.
13½″	$\overline{\overline{d}}$	Der Ton fällt.	11″—20″	$-\overline{ais}$	Der Ton fällt.
16″	$\overline{\overline{cis}}$		30″	$\overline{a}$	
20″	$\overline{\overline{c}}$		35″	$-\overline{a}$	
24″	$\overline{h}$				
32″	$\overline{ais}$		37″	ais	Sprung.
36″	$-\overline{ais}$	Bei starkem Blasen: $\overline{\overline{d}}$.			

In diesen und anderen Versuchen fand Rinne, daß sich in Beziehung auf das Verhältniß zwischen Windstärke und Sprung des eigentlichen Zungentones ebenfalls ein Unterschied zwischen metallischen und membranösen Zungenpfeifen herausstellt, indem nämlich, wenn die Zunge von Metall ist, bei einer gewissen Länge der damit verbundenen Luftsäule der Ton zurückspringt, in Folge des schwächsten, bei membranösen Zungen dagegen in Folge des stärksten Blasens.

Wie der Grad der Spannung der einen Zunge im Verhältniß zu dem der anderen von Einfluß auf die Größe der Abänderung durch die angrenzenden Luftsäulen ist, ebenso hat auch die Breite des schwingenden Zungenrandes einen solchen und zwar so, daß die Größe der Schwankungen in der Tonhöhe bei Anwendung von längeren Ansatz- und Windröhren ziemlich in dem Verhältniß steigt, als die Breite des nicht gedeckten schwingenden Zungenrandes abnimmt.

Hierüber hat ebenfalls Rinne die nothwendigen Versuche mit einlippigen Zungen und festem Gegenlager angestellt, deren Gesammtresultate ich in einer Tabelle zusammengezogen hier folgen lasse.

Die Längen der Ansatzröhren waren bei ihm von 0—27″, 30″ einmal bis 45″ variirt, und dadurch die Töne innerhalb verschiedener Grenzen, welche durch die Rubrik »Tonumfang« markirt sind, verändert.

Digitized by Google

I. Reihe.				II. Reihe.			
Breite des ungedeckten schwingenden Randes.	Höchster Ton.	Tiefster Ton.	Tonumfang.	Randbreite.	Höchster Ton.	Tiefster Ton.	Tonumfang.
2‴	$\overline{gis}$	$\overline{d}$	7	2‴	$\overline{gis}$	− $\overline{e}$	+ 5
3‴	$\overline{gis}$	$\overline{cis}$	8	3‴	+ $\overline{f}$	− $\overline{cis}$	+ 5
3½‴	+ $\overline{fis}$	− $\overline{cis}$	+ 6	4‴	+ $\overline{e}$	$\overline{c}$	+ 5
4‴	$\overline{e}$	− $\overline{cis}$	+ 4	6½‴	− $\overline{dis}$	+ h	+ 4
6½‴	$\overline{d}$	+ $\overline{c}$	− 3				

III. Reihe.

Randbreite.	Höchster Ton.	Tiefster Ton.	Tonumfang.
2½‴	− $\overline{a}$	− $\overline{e}$	6
3‴	$\overline{gis}$	− $\overline{dis}$	+ 6
3½‴	− $\overline{g}$	− $\overline{dis}$	5
4‴	− $\overline{fis}$	− $\overline{dis}$	4
4½‴	+ $\overline{e}$	− $\overline{dis}$	+ 2
5‴	− $\overline{e}$	− $\overline{dis}$	2
5½‴	− $\overline{dis}$	+ $\overline{d}$	− 2

Was nämlich die Combination von Wind- und Ansatzrohr zugleich mit membranösen Zungen betrifft, so sind in diesem Fall die Bedingungen so vielfach, daß sich aus dem, was J. Müller hierüber beobachtet hat, noch keine bestimmte Gesetze haben folgern lassen. Die möglichen Fälle sind [1]): Wind- und Ansatzrohr haben eine solche Länge, daß jedes allein mit der Zunge verbunden denselben Ton giebt wie das andere damit verbundene, oder die Röhren haben solche Längen, daß jede für sich mit der Zunge einen anderen Ton giebt; in welchem Fall entweder eine einseitige oder eine ge-

[1]) Bindseil a. a. O. S. 518 ff.

Digitized by Google

genseitige Accommodation der Luftsäulenschwingungen als möglich gedacht wird.

Diese Vorstellungsweise hat Rinne, auf seine Versuche gestützt, zu bekämpfen und zu widerlegen gesucht, weshalb es bei der Wichtigkeit dieses Gegenstandes für die Stimmbildung nothwendig ist, seinem Raisonnement an dieser Stelle zu folgen.

Weber[1]) classificirte die offenen und gedeckten Labial- sowie die Zungenpfeifen, indem er sie sämmtlich unter einem gemeinschaftlichen Gesichtspunkt betrachtete, so, daß die offenen Labialpfeifen von zwei ganz beweglichen Schichten, die gedeckten von einer unbeweglichen Schicht (eben der Decke), die Zungenpfeifen dagegen von einer mehr oder weniger beweglichen Schicht (der Zunge) begrenzt sind. Die ganz bewegliche Schicht im ersten Fall macht mit der im Schwingungsmaximum (zwischen zwei Knotenflächen) gelegenen Luftschicht an Größe gleiche Schwingungen, die vollkommen unbewegliche im zweiten Fall natürlich überhaupt ebenso wenig irgend eine Schwingung als die in einer Knotenfläche gelegene, und die mehr oder weniger bewegliche im dritten Fall Schwingungen, wie irgend eine zwischen einer Knotenfläche und einem Schwingungsmaximum gelegene Luftschicht in eben dieser Pfeife. Je nach der Aehnlichkeit der Schwingung dieser Grenzschicht mit der Schwingung irgend einer zwischen der vollkommen ruhenden und im Maximum schwingenden Luftschicht wird nun auch die Schwingung der Zunge bald mehr mit der Schwingung der einen, bald mehr mit der der anderen Luftschicht bei den verschiedenen Zungenpfeifen übereinstimmen. Was von beiden der Fall ist, und der Grad hängt von der Stärke des Druckes ab, welchen Luft und Zunge gegeneinander ausüben, so zwar, daß in dem Maaß, als der Druck abnimmt, die mit der Platte gleich schwingende Luftschicht dem Schwingungsmaximum der Luftsäule näher rückt, und der Ton relativ höher ist, indem hiebei die Zungenpfeife mehr Aehnlichkeit mit einer offenen Labialpfeife hat, während bei größerem Druck die mit der Zunge gleich schwingende Luftschicht einer Knotenfläche näher rückt, die Aehnlichkeit der Pfeife mit einer gedeckten Labialpfeife größer, und der Ton tiefer wird. Nun hat J. Müller für ganz dünne Metallzungen, wie sie in der Kinderschalmei sich vorfinden, nachgewiesen, daß auch ihr Ton durch verstärktes Blasen sich erhöhen läßt, ebenso wie dieses allgemein für die membranösen Zungen überhaupt gilt.

Rinne sucht nun diese Resultate dadurch unter ein und dasselbe Gesetz zu bringen, daß er auf den Einfluß der Dichte eines den transversal schwingenden Körper (die Zunge) zunächst umgebenden Medium aufmerksam macht. Denkt man sich eine offene Pfeife, welche also eine ganz bewegliche Grenzschicht hat, an ihrer oberen Oeffnung mit einer Platte verschlossen, welche einen Spalt besitzt, so wird unmittelbar darunter die Luft in einem der Breite des Spaltes entsprechenden Grad verdichtet, was den Ton in gleichem Verhältniß vertieft. Wird in diesem Spalt ein transversaler Schwingungen fähiger Körper (eine Zunge) befestigt, so übt die Verdichtung der Luft unter ihr in dem Maaß einen retardirenden Einfluß auf die Zungenschwingung aus, als ihre Größe wächst: in dem Maaß sinkt auch der Ton der Zungenpfeife

Bei den elastischen Zungen hängt nun, wie die Verdichtung der Luft unter ihr, so auch deren retardirender Einfluß auf die Schwingung der Zunge

[1]) Caecilia Bd. XII. S. 20 ff.

Digitized by Google

in allen Modificationen der Versuche zunächst ab von der Beweglichkeit der Zunge selbst, deren Grund in den Spannungsgraden ihrer einzelnen Regionen oder in Behinderungen ihrer Schwingungen durch partielle Ueberlagerung mit einem soliden, schwingungsunfähigen Körper gelegen ist; zweitens von den in anderen Verhältnissen begründeten Verdichtungsgraden der zunächst befindlichen Luftschicht, wobei die Größe der Oeffnung (des Spaltes) in der Decke des Rohres die wichtigste Rolle spielt.

Die Zunge geräth, vom Windrohr aus angesprochen, in ihrer ganzen Breite in Schwingungen, wenn nicht etwa eine derartige Ungleichheit in der Spannung ihrer Portionen eingeleitet worden, daß der Rand ganz schwach, der übrige Theil der Membran dagegen so stramm gespannt ist, daß er nur einen äußerst geringen Grad von Beweglichkeit besitzt. Ist nun dieses nicht der Fall, so fällt auch die Annahme einer nur zum Theil beweglichen Grenzschicht weg: es kommt somit auch nicht zu der die Retardirung der Schwingungen bedingenden Verdichtung der Luft zunächst der Zunge, nicht zu einer Vertiefung des Tones.

Bei zwei neben einander aufgespannten Membranen, welche in ihrer ganzen Breite von dem Windrohre aus in Schwingungen versetzt werden, wirkt die Ungleichartigkeit der Spannung so, daß in dem Maaß, als die Spannung der einen größer ist als die der anderen, die Größe der Excursion jener kleiner, die Bewegung der Grenzschicht geringer, die retardirende Wirkung der immer dichter werdenden Luftschicht beträchtlicher wird.

Diesen Einfluß der verdichteten Luftschicht auf die Vertiefung des Tones hat Rinne auch noch mit einem künstlichen Kehlkopf zu beweisen gesucht, bei welchem die Basis des Apparates eine stets unbewegliche Fläche bildete, und die Lage einer Knotenfläche an eben dieser Stelle bestimmte. Die Dichtigkeit der Schallwelle nimmt gegen die Mitte hin, wo sie am geringsten ist, stetig ab, und eine zwischen dem Dichtigkeits-Minimum und -Maximum gelegene Zunge erfährt um so mehr einen retardirenden Einfluß, je näher sie dem Dichtigkeitsmaximum gelegen ist.

Diese Schicht verdichteter Luft, welche die Schwingungen der Zunge zu verzögern im Stande ist, wird verhältnißmäßig um so niedriger, je höher der Grundton der Zunge; denn sie hält sich immer innerhalb der Grenzen eines gewissen Bruchtheiles einer beiderseits offenen Röhre, von einem mit der Zunge gleichen Grundton. Die Länge dieses Rohres = 1 gesetzt, läßt die Länge der auf die Schwingungen der Zunge wirkenden Schicht nach der Formel $\frac{1}{n} \cdot L$ finden, wenn L die bekannte Länge der Röhre, n den die Größe jenes Bruchtheils bestimmenden Divisor bedeutet. Waren nun in den von ihm angestellten Versuchen:

Digitized by Google

	Der tiefste Ton.	Der höchste Ton.	Der Tonumfang.	Die Länge eines beiderseits offenen Rohres für die Töne:
I	$\overline{a}$	$\overline{a}$	1	$\overline{a} = 14^1/_5''$
II	$\overline{g}$	$+ \overline{gis}$	$+ 2$	$+ \overline{gis} = 15''$
III.	$\overline{his}$	$+ \overline{g}$	$+ 2$	$+ \overline{g} = 15^1/_4''$
IV.	$+ \overline{e}$	$+ \overline{his}$	3	$+ \overline{his} = 16^1/_4''$
V.	$\overline{d}$	$\overline{his}$	5	$\overline{his} = 16^3/_4''$

So verhielten sich die Längen der retardirenden Schichten wie $\frac{1}{n} \cdot 14^1/_5 : \frac{1}{n} \cdot 15$ ꝛc. $= 14^1/_5 : 15 : 15^3/_4 : 16^1/_4 : 16^3/_4$, wobei die Stimmritze je nach ihrer Entfernung von dem Boden des Apparates über der Grenze der wirksamen Schicht bei hohen, unter derselben bei tiefen Tönen zu liegen kommt.

Bei der ganz anderen Lagerungsweise der Knotenflächen im Windrohr eines derartigen Apparates influirt das letztere in gleicher Weise, die Spannung der Zungen mag sein welche sie will.

d. Die Spannungsgrade.

welche wir bisher wenigstens als so beträchtlich vorausgesetzt haben, daß ein Tönen der Membranen überhaupt möglich war, und welche bei den nicht metallischen Zungen überhaupt stets bis zu einer gewissen Grenze herab wenigstens immer nothwendig sind, werden während des Tönens nicht allein von den anfänglichen Gewichten bestimmt, welche die Zugkräfte an den vorläufig nicht vibrirenden Zungen repräsentiren können, sondern zugleich auch von dem Druck der Luft, welcher von dem Windrohr her gegen die Unterfläche der Membran hin wirkt. Diese dehnende oder spannende Kraft des Windes führt, wie schon J. Müller angedeutet hat, die Erhöhung des Tones derartiger Zungen herbei, indem seine dauernde Strömung das Band in einer gewissen mittleren Entfernung von der ursprünglichen Ebene erhält, welche Entfernung nicht ohne vermehrte Dehnung denkbar ist, und welche in dem Grad zunimmt, als die Windstärke in ihrer Wirkung auf das Band sich steigert: denn von einer gewissen Grenze an kann die absolute Windstärke je mehr und mehr wachsen, ohne daß dadurch eine weitere Dehnung des Bandes herbeigeführt wird.

a) Die Größe der anfänglichen Spannung hat auf die Höhe des Tones begreiflich einen viel entschiedeneren Einfluß als die Größe der Dehnung durch die Windstärke im Verlauf des Tönens. Die einer gewissen Spannung entsprechenden Gewichte haben aber bei absolut gleicher Größe einen verschiedenen Werth je nach der Natur der Membranen.

In Beziehung auf das Erstere: so war ich im Stande, an einem Stück vulkanisirten Kautschuk, welches über den oben (S. 627) beschriebenen Apparat als Zunge gegenüber der unter einem Winkel von 88° eingestellten Zinn-

Digitized by Google

platte gespannt war, die Töne von ais bis as durch allmälig gesteigerte Spannung hervorgerufen, wobei der tiefste und höchste bei gleicher Pression (40 Millimeter Wasserdruck entsprechend) producirt werden konnte, während im günstigsten Fall, welchen ich getroffen hatte, an einer eben solchen Membran die Veränderung der Wind-Stärke und Richtung die Töne nur im Umfang von etwas mehr als einer Quarte variiren ließ.

An Kautschukstreifen verhalten sich die Schwingungsmengen umgekehrt wie die Längen und, wie Müller vermuthete [1]), direct wie die Quadratwurzeln der spannenden Kräfte. Wenn sich das Letztere auch mit Bestimmtheit für 1—2 Linien breite Streifen nachweisen läßt, so wird es sehr schwierig, an breiteren Bändern hierüber zu experimentiren. Ich habe wenigstens trotz der Anwendung von Frictionsrollen (cf. oben) für Bänder von 10 Millimeter Breite immer beträchtlich mehr Gewichte anhängen müssen, als die Annahme von jenem Verhältniß der spannenden Kräfte zu den Tönen voraussetzen ließ, wenn die Bänder horizontal auf die Pfeifenöffnung aufgespannt waren; ebenso wenn ich mit gegeneinander geneigten zweilippigen oder gegen eine schiefstehende feste Platte geneigten einlippigen Zungen operirte. Im letzteren Fall war von keiner Reibung der Kautschukplatte an einem festen Körper die Rede, indem die Klemme mit der daran befestigten Zunge durch eine Schnur in unmittelbare Bewegung gesetzt wurde, welche über eine Rolle laufend die Wagschale mit den aufgelegten Gewichten trug.

Der Grund der Nothwendigkeit, größere Mengen von Gewichten in Anwendung zu bringen, als der Theorie nach für die Umwandlung des einen in den anderen Ton erforderlich ist, liegt offenbar darin, daß gewisse Portionen der Zunge die Wirkung der Belastung erfahren und dadurch gedehnt werden, ohne daß sie selbst an den tongebenden Schwingungen participiren, wovon man sich dadurch überzeugt, daß man sie berühren kann, ohne den Ton dadurch zu verändern.

Ich selbst habe keine Methode ausfindig zu machen gewußt, mir eine Gewißheit über die von Anderen aufgestellte Vermuthung zu verschaffen, und kann daher nur erwähnen, daß ich in der mir zugänglichen Literatur nur eine Stelle gefunden habe [1]), an welcher der Satz als ausgemacht hingestellt wird, daß im Allgemeinen die Tonhöhe einer transversal schwingenden rechteckigen Membran sich direct wie die Quadratwurzel des spannenden Gewichtes verhält, ohne zu wissen und beurtheilen zu können, durch welche Methode dieser Satz seine Bestätigung gefunden hat. — Sie muß äußerst schwierig, ja ich glaube fast unmöglich sein, denn sie müsse das »Ceteris paribus« im strengsten Sinne wahren, und dürfte bloß die Gewichte verändern, was mit um so größeren Schwierigkeiten verbunden ist, je breiter der Bandstreifen und je länger er gewählt wird, wie aus Erwägung aller der auf den Ton mitbestimmend wirkenden Umstände hervorgeht, welche wir früher ebendeshalb so ausführlich besprochen haben.

Je veränderlicher der Elasticitätsmodus innerhalb einer Reihe von Dehnungsgraden ist, um so weniger bindend kann, wie sich von vorneherein einsehen läßt, jenes Gesetz sein; vielmehr muß, entsprechend dem wachsenden Elasticitätsmodulus, die Belastung zur Erhöhung des Tones um ein bestimm-

---

[1]) Physiol. II. S. 151.
[2]) Bindseil's Akustik S. 560.

Digitized by Google

tes Intervall um so mehr zunehmen, je größer bereits die vorausgegangene Belastung gewesen war. Denn es tritt die Steifigkeit eines Körpers in unmittelbaren Conflict mit der Transversalschwingung desselben, und deren Mengen verhalten sich eben wie die Quadratwurzeln der Steifigkeit[1]), wobei es gleichgültig ist, ob diese Steifigkeit eine natürliche oder künstlich durch spannende Kräfte hervorgebrachte ist; werden nun die Steifigkeitsgrade (oder die Grade der Dehnbarkeit, was dasselbe ist) proportional den Gewichten geändert, so bleibt jenes Gesetz wenigstens im Umfang sehr vielfacher Belastungsgrade gültig; werden sie aber nicht proportional den Gewichten geändert, so können die Gewichte auch nicht für die Steifigkeitsgrade gesetzt werden, und jenes Gesetz muß um so mehr an Gültigkeit verlieren, je weniger die Dehnungsgrade proportinal der Belastung sich verändern.

b) Die Größe der Spannung durch die Windstärke läßt deshalb nicht ein einfaches Gesetz in ihrem Verhältniß zur Höhe der dadurch erzeugten Töne aufstellen, weil für jeden einzelnen Fall die Windrichtung und die Weite der Ritze zwischen dem Zungenrand und dem Gegenlager wesentlich auf die Wirkung der Windstärke bald unterstützend, bald hemmend einwirkt.

Im Allgemeinen läßt sich sagen, daß die Windstärke im Ganzen zunehmen muß mit den Graden der Spannung, um die Töne zu erzeugen, deren sie vermöge ihrer Spannung bei der relativ geringsten Windstärke fähig sind; sodann, daß die Töne, welche durch eine bestimmte Windstärke bei verschiedenen Spannungsgraden einer Membran erzeugt werden können, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen um so geringere Windstärken verlangen, je größer die durch die Gewichte anfänglich eingeleitete Spannung war.

So verhielten sich bei den zweilippigen Zungen des künstlichen Kehlkopfes bei den nacheinander in Anwendung gekommenen Spannungsgewichten (50—500 Gramme) für die Erzeugung des jedesmal tiefsten Tones die Manometerstände am Windkasten wie 60 : 70 : 80 : 81 : 85 Millimeter Wasserdruck, während die zur Erzeugung z. B. des Tones — as nöthigen Windstärken bei zunehmender Belastung von 170—80 Millimeter Wasserdruck abnahmen.

Von Einfluß sind auch die Längen der Ansatzröhren, bei welchen die mit der größten Vertiefung des Tones verbundene Länge die geringste Windstärke zu dessen Ansprache erheischt[2]), was um so auffälliger wird, je schmäler der zur Schwingung freigelassene Rand der Zunge ist.

Man würde sich aber eine ganz falsche Vorstellung von der Aufgabe des Windes machen, wollte man die ganze Kraft, welche ihn erzeugt, in eine zerlegen, welche das Band nur zu dehnen hat, und in eine solche, welche die Luftströmung bedingt; denn dann käme man zu der unstatthaften Annahme, daß die Luft das Tönende sei, dazu geworden durch eine Friction an den mehr oder weniger strammen Bändern, wie das bei den Mundtönen (cf. unten) wohl der Fall ist, nicht aber bei den Kehlkopftönen. Bei diesen besteht der Vorgang in einem raschen Wechsel der Luftdichtigkeit unter den Stimmbändern, und diesen den Ton bestimmenden Wechsel zeigt der Manometer nicht an, sondern nur den Mittelwerth der Hindernisse oder des Seitendruckes, der auf den vibrirenden Stimmbändern lastet. Dieses Instrument also giebt an, daß der auf dem Band lastende Druck ebenso tief unter den

---

[1]) Windseil a. a. O. S. 81.
[2]) Rinne a. a. O. S. 29 ff.

Digitized by

abgeleſenen Werth ſinken, als über denſelben ſteigen kann, nicht aber wie oft dieſes innerhalb einer gewiſſen Zeit geſchieht, worauf bei dem Tönen des Bandes gerade Alles ankommt. Es iſt dies wohl mit abhängig von den durch den mittleren Luftdruck beſtimmten Dehnungsgrad, und inſofern tritt ein Theil dieſes Druckes an die Stelle eines nachträglich ſpannenden Gewichtes; allein ſeine Wirkung variirt zugleich eine große Anzahl der den Ton beſtimmenden Umſtände mit, und zwar je nach den urſprünglichen, und je nach den durch ihn ſelbſt weiter getriebenen Spannungsgraden in verſchiedenem Maaß, ſo daß die von dem Manometer angegebenen Werthe der Windſtärke niemals direct mit den Gewichten verglichen und in conſtantem Verhältniß ihnen ſubſtituirt werden können.

c. Der Raum zunächſt unter den Zungen

kann entweder den gleichen oder einen geringeren Querſchnitt haben als die Fläche der ſchwingenden Membran; es kann alſo der Raum unter ihr verengert ſein oder nicht.

Hier ſtimmen die verſchiedenen Autoren nicht mit einander überein. Einige wollen eine Erhöhung des Tones durch die Verengerung des Windrohres unter der Zunge beobachtet haben[1]) (J. Müller). Andere (Rinne[2]) dagegen konnten dies nicht beobachten. Rinne wandte einen Stopfen mit centraler runder Oeffnung von $4\frac{1}{2}'''$ Durchmeſſer an, ich ſelbſt benutzte einen ſolchen mit einem 1 Millimeter breiten Spalt. Der Ton, welchen die einlippige Zunge, mit ihrem Rand $\frac{3}{4}$ Millimeter von dem feſten Gegenlager entfernt gab, war h bei 40 Millimeter Waſſerdruck, wenn der Stopfen 15 Millimeter von der Zunge entfernt war, und er blieb h bei derſelben Windſtärke, als der Stopfen bis auf 3 Millimeter der Zunge genähert wurde, ſo daß ich, ohne die Urſachen des abweichenden Reſultates in Müller's Verſuchen angeben zu können, wenigſtens behaupten muß, daß es Fälle giebt, in welchen die Verengerung des Zugangs zu den horizontal geſpannten Zungen durch einen durchlöcherten oder geſpaltenen Stopfen vollkommen wirkungslos bleibt.

Bei dem künſtlichen Kehlkopf mit zweilippigen Zungen habe ich dagegen durch Verengerung des Raumes unterhalb der Stimmbandränder einen ſehr beträchtlichen Grad von Tonveränderung und zwar von Tonerhöhung wahrgenommen. Die Aufgabe war bei der Conſtruction des Apparates eine doppelte: erſtens mit wachſender Verengerung nicht zugleich immer größere Portionen der Membranen an der Schwingung zu hindern, was gleichen Erfolg wie Verkleinerung der ſchwingenden Fläche gehabt und aus dieſem Grund eine Erhöhung des Tones nach ſich gezogen hätte; denn allgemein verhält ſich der Grundton, wenigſtens einer rechteckigen Membran, wie die Quadratwurzel aus dem Quotienten, welchen man erhält, wenn die Summe der Quadrate von Breite und Länge mit dem Product dieſer Quadrate dividirt wird[3]). Zweitens durfte während der Verengerung nichts an der Spannung geändert werden.

Zu dem Ende befeſtigte ich an die Branchen eines Taſterzirkels zwei

---

[1]) Windſeil's Akuſtik S. 518; Müller's Phyſiologie II. S. 170.
[2]) A. a. O. S. 9.
[3]) Windſeil's Akuſtik S. 560. Fechner's Repertor. I. S. 283 ff.

Digitized by Google

Platten gewalzten Zinnes von der Länge der Zungen. Diese selbst, auf der einen Seite unverrückbar befestigt, waren auf der entgegengesetzten gemeinschaftlich von einer Klemme gefaßt, deren Faden über eine Rolle lief und die Wagschale mit den Gewichten trug. Wurden nun die Branchen des Zirkels einander genähert, so lagen sie den Außenflächen der gegeneinander geneigten Zungen genau an und blieben bei ihrer Weichheit denselben immer anliegend, je mehr der Zirkel geschlossen und der Eingang zu den Rändern der Stimmbänder verengert wurde. An der Schraube des Zirkels konnte die Entfernung der Spitzen unmittelbar gemessen werden. Der Druck der letzteren auf die Membran konnte die Spannung nicht verändern, indem das Gewicht immer dasselbe blieb und durch jene Manipulation nur etwas gehoben wurde.

Die Belastung betrug 400 Gramme, der Ton beider Zungen bei ihr und ohne seitliche Compression war $\overline{a}$. Der Rand der Zungen war 20 Millimeter vom Rohr entfernt, auf welchem die Zungen aufgebunden waren, die Zinnplatten hatten eine Höhe von 10 Millimetern. Die Ergebnisse waren folgende:

Weite des Zuganges zu den Stimmbandrändern.	Ton.
10 Millim.	$\overline{a}$
4 »	+ $\overline{as}$
3,5 »	$\overline{a}$
3 »	— $\overline{ais}$
2 »	+ $\overline{ais}$
1,5 »	— $\overline{his}$
1 »	— $\overline{\overline{d}}$
0,5 »	+ $\overline{\overline{d}}$
0,4 »	— $\overline{\overline{e}}$

In einem zweiten Fall waren die Zinnplatten bloß 3,5 Millimeter hoch, die Belastung der Wagschale 400 Gramme, der Ton beider Zungen $\overline{a}$. Die Windstärke bezieht sich auf die leiseste Ansprache der Töne.

Digitized by Google

Weite des Zugangs in Millimetern.	Ton.	Windstärke in Millimeter Wasserdruck.
10	$\overline{a}$	70
4,5	+ $\overline{as}$	52
3,3	$\overline{a}$	33
2,2	+ $\overline{a}$	30
2	+ $\overline{ais}$	35
1,5	− $\overline{h}$	35
1	+ $\overline{\overline{ces}}$	42
0,5	+ $\overline{\overline{dis}}$	90
10	$\overline{a}$	70

Die in beiden Fällen beobachtete Vertiefung durch die erste erfolgreiche Verengerung darf nicht sowohl auf Rechnung dieser selbst gebracht werden, welche vielmehr in dem Maaß, als sie zunimmt, den Ton erhöht, sondern muß dahin gedeutet werden, daß sie die Ansprache des Grundtones durch Regulirung der Windrichtung erleichtert, welcher somit nicht $\overline{a}$, sondern + $\overline{as}$ war, wie wir dies bei den horizontalen einlippigen Zungen mit beweglichem Gegenlager ebenfalls schon kennen gelernt haben. Diese Regulirung des Windstromes bedingt auch die Erleichterung der Ansprache bis zu dem Grade, wo die mehr und mehr wachsenden Hemmnisse die Oberhand gewinnen und die Ansprache zuletzt ganz unmöglich machen.

f. Der Raum zunächst über den Zungen

kann entweder ganz frei, oder in senkrechter Richtung umschlossen, und dabei entweder oben offen oder gedeckt, oder endlich er kann durch frei horizontal über die Zungen gehaltene Platten eingeengt sein.

Im ersten Fall haben wir Zungen ohne Ansatzrohr, im zweiten mit ungedecktem oder theilweise gedecktem Ansatzrohr, im letzten Fall eine Vorrichtung, durch welche außer der Dichtigkeit der Luft über den Zungen zugleich auch die Richtung des Windes geändert werden kann.

Hier haben wir nur noch 1) die Wirkung der durchbohrten Stopfen im Ansatzrohr zu berücksichtigen, welche in gewissen Fällen bemerkbar wird, in anderen dagegen ausbleibt. Sie tritt nämlich ein, wenn die Zungen bei ungleicher Spannung sich dem Einfluß der Längen, welche den Ansatz- und Windröhren gegeben werden, zugänglich zeigen, und um so mehr als dieses der Fall ist. Die Wirkung bleibt aus, wenn dies nicht der Fall ist, und der Stopfen den schwingenden Zungen nicht allzusehr genähert wird. Findet das Erstere statt, so kann die Verengerung durch den Stopfen, welche immer gleich ist einer Verlängerung der Ansatzröhre, je nach dem Grad, welchen man sie erreichen läßt, den Ton der Zunge bald vertiefen, bald den vertieften Ton wieder erhöhen, wie die Ansätze bei ihren verschiedenen Längen selbst thun.

2) Die Wirkung eines frei über die schwingende Zunge gehaltenen festen Körpers bezieht sich hauptsächlich auf die Direction des Windstromes und die

Digitized by Google

Luftverdichtung unter ihm in Folge des Abprallens des Windstromes an seiner unteren Fläche. Ich bin auf die hier sich geltend machenden Einflüsse zuerst bei zweilippigen Zungen aufmerksam geworden, und habe gefunden, daß sie manchmal der gerade entgegengesetzt ist, welche man erhält, wenn man mit einlippigen Zungen operirt. Hat man zwei Zungen horizontal über einen Rahmen gespannt, dabei den Spalt zwischen ihnen so groß gelassen, daß keine tönen kann, und hält man nun eine feste Platte über die eine oder die andere, so gerathen die Zungen in tönende Schwingungen. Ich habe Fälle beobachtet, in welchen diese Wirkung der Platte eintrat, wenn ich sie auch 1″ und darüber entfernt von der Zunge in horizontaler Lage (parallel der Zunge) aufstellte. Sind die Zungen verschieden gespannt, so kann man bald den Ton der einen, bald den der anderen annäherungsweise hervorlocken, d. h. man bekommt einen Ton, welcher näher dem der nicht überdachten Zunge liegt, doch ist er stets höher als der, welchen die tiefer gestimmte Zunge durch eine schmalste Spalte von einem festem Widerlager getrennt für sich giebt. Versuchte ich dasselbe bei einer Zunge mit festem Gegenlager und so breitem Spalt, daß sie nicht tönte, so wurde mit der darüber gehaltenen Platte entweder der Ton etwas erhöht, oder die tönende einlippige Zunge verstummte, sobald man ihr auf eine gewisse Entfernung die feste Platte näherte, was aber nur dann eintrat, wenn die übrigen Umstände an sich schon ungünstig für die Ansprache waren.

So gab die eine Zunge A, für sich angesprochen, den Ton + ges; die andere B + Eis.

Als eine Zinnplatte so über B gehalten wurde, daß ihr Rand 4 Millimeter und zuletzt 11 Millimeter über den schwingenden Zungenrand befestigt war, wurde der Ton + Fes vernommen. Als die Zinnplatte 8 Millimeter über A ebenso gehalten ward, entstand der Ton + As. In beiden Fällen schwangen beide Zungen zugleich; denn ich mochte die eine oder andere berühren: stets veränderte sich durch die Berührung der Ton. Auf den Manometerstand hat die Gegenwart der Platte gar keinen Einfluß. Die Wassersäule hatte eine Höhe von 30 Millimetern, als die Platte 4 Millimeter über die Zungen gehalten wurde, und schwankte nicht im Geringsten in dem Moment, wo sie weggezogen wurde.

So wurde also durch die Platte zwar der Ton hinaufgetrieben, wenn sie über die tiefer gestimmte gehalten wurde, aber nicht bis zur Tonhöhe der stärker gespannten, geschweige über diese hinaus. Wäre die darunter befindliche Zunge ausschließlich zur Tönung dadurch bestimmt worden, wie man bei weniger differenten Spannungsgraden anzunehmen verführt werden könnte, so hätte ein über ges liegender Ton zum Vorschein kommen müssen; denn bei einlippigen Zungen, deren Ansprache sonst nicht erschwert ist, wird durch solche Manipulation der Ton stets hinaufgetrieben, die Membran mag stark oder schwach gespannt sein.

So war in einem Fall z. B. der Grundton der einlippigen Zunge + Eis und wurde in Folge des Ueberhaltens der Platte — F; der Grundton einer anderen war + des und wurde dadurch d.

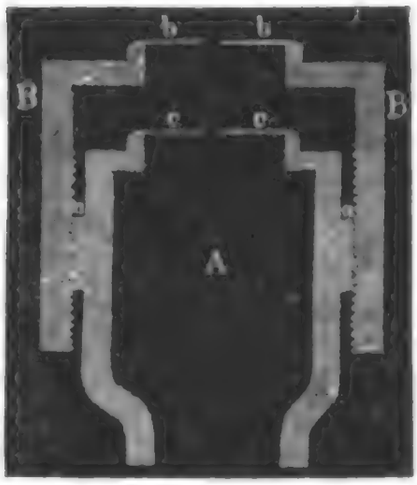
Die Ursache der Tonerhöhung in diesem Fall scheint mir hauptsächlich in dem Abprallen der durch die Schwingung selbst in Bewegung gesetzten Luft von der Unterfläche der Platte gelegen zu sein, wodurch die Membran bei ihrer Schwingung früher als außerdem zur Umkehr gezwungen wird, und weil man mit der Platte, ohne ihren Einfluß verschwinden zu sehen, ziemlich weit von dem schwingenden Rand rückwärts rücken kann, wo von einer Ab-

Digitized by Google

lenkung des eigentlich tonerregenden Windes nicht mehr die Rede sein kann. Diese letztere kommt vielmehr beim Herüberrücken der Platte über den Zungenrand hinaus in Betracht, und kann hier Veranlassung zu einer vollkommenen Hemmung der Schwingung geben.

3) Hieran schließt sich der Fall an, in welchem ein ganz kurzes Ansatzrohr selbst wieder mit einer oder zwei Zungen gedeckt ist. Ich experimentirte mit dem Fig. 143 als Durchschnitt abgebildeten Apparat, bei welchem *A* die aus Buchsbaumholz gedrehte cylindrische Pfeife von 2,5 Centimeter Durchmesser mit den darüber gespannten Zungen bedeutet. Sie hat einen Reif mit sehr engem Schraubengewinde *a*, in welches ein gleiches des 3,5 Centimeter hohen Ansatzrohres *B* eingreift. Auf diesem Ansatzrohr werden oben die Zungen von genau der gleichen Länge wie die unteren befestigt, und die Pfeife kann auf der Windlade des Gebläses aufgesetzt werden. Ich habe besonders mit zwei übereinander gespannten und einander mittelst der Schraube beliebig nahe zu bringenden einlippigen Zungen *b c* experimentirt und die hiebei gefundenen Gesetze auch für die zweilippigen Zungen *b b' c c'* bindend erkannt. Ich spannte die untere Zunge bald schwächer, bald stärker, ebenso die obere, und habe anfänglich ganz regellos beide Zungen durch gewisse Windstärken zum gleichzeitigen Tönen bringen können, bald, wenn die obere stärker, bald wenn sie schwächer gespannt war als die untere, wenn die Töne beider harmonirten oder aufs Extremste disharmonirten, wenn ich sie weit über oder sehr nahe aneinander eingestellt hatte. Spannung und Entfernung in senkrechter Richtung bestimmten die Norm also nicht, welche doch dadurch, wenn auch versteckt, sich beurkundete, daß manchmal bei einem Wasserdruck von 65 Millimetern beide Töne ansprachen, anderemale erst bei einem Druck von 140 Millimetern, anderemale absolut gar nicht.

Fig. 143.



Im Verfolg erkannte ich die wesentliche Bedingung dieser Erfolge als in der Weite der Spalte oder Ritze gelegen, von welcher es allein abhing, ob die untere Membran allein, oder die obere allein, oder beide zugleich zum Tönen gebracht werden können. Ist nämlich die obere Ritze größer als die untere, so tönt das untere Band allein; ist die obere kleiner, so tönt diese allein; sind beide Ritzen gleich groß, so können beide Bänder tönen; doch scheint hier die Grenze sehr eng gezogen zu sein, d. h. es scheint auf eine sehr entschiedene Gleichheit der Breitendimension der Spalte anzukommen, welche, wie früher erörtert wurde, während der Schwingung eine andere ist als vor deren Beginn.

Wichtig ist aber, daß, wenn die untere Membran tönt, die obere aber nicht, sehr deutliche stehende Wellen auf einer auf ihr ausgebreiteten dünnen Wasserschicht zu beobachten sind.

g. Die Dimensionen der Zungen

sind für homogene transversal schwingende, rechteckige Membranen wenig-

Digitized by Google

stens in ihrem Einfluß auf die dadurch bedingte Tonhöhe hinlänglich studirt[1]). Diese verhält sich nämlich umgekehrt wie die Quadratwurzel des Gewichtes, und wie die Quadratwurzel aus dem Quotienten, welchen man erhält, wenn man die Summe der Quadrate von Breite und Länge mit dem Product dieses Quadrates dividirt. Schlägt die Längendimension unverhältnißmäßig vor, so zeigt sich die Tonhöhe unabhängig von der Breite, dagegen allein und zwar im umgekehrten Verhältniß abhängig von der Länge.

Die Windstärke, welche nothwendig ist, den Ton einer Zunge eben noch vernehmbar zu machen, wächst unverhältnißmäßig rascher als die Breitendimension abnimmt.

War z. B. der Grundton der Membran — $\bar{b}$, so erhob sich die Wassersäule des Manometers von 55 (bei 22 Millimeter Breite) auf 65 bei 14, auf 80 bei 8,5, auf 140 bei 5 Millimeter Breite. War der Grundton bei 22 Millimeter Zungenbreite a, so stieg die Wassersäule von 30 auf 40 bei 14, auf 75 bei 8,5 Millimeter Breite des Randes.

C. Das natürliche Kehlkopfpräparat.

Nachdem durch Vivisectionen, durch Beobachtungen günstiger Fälle bei Menschen, endlich durch Versuche an dem ausgeschnittenen Kehlkopf der Leiche erwiesen war, daß die Production von Tönen nur möglich ist bei Gegenwart und Unversehrtheit der Stimmbänder und zwar der unteren vor Allem, so mußte sich unser ganzes Augenmerk zuerst auf die Gesetze richten, nach welchen bei künstlichen Apparaten gespannte Membranen überhaupt tönend schwingen, und es liegt uns hier nur ob, zu untersuchen, in wie weit sich die natürlichen Stimmbänder jenen allgemeineren Gesetzen fügen und mit welchem der bisher betrachteten Apparate das Stimmorgan die größte Aehnlichkeit hat, welchem unserer musikalischen Instrumente es in Beziehung auf die Tonerzeugung parallel zu stellen ist.

a. Methode der Spannung.

Die Spannung der natürlichen Stimmbänder verlangt zunächst eine passende Fixirung ihres einen Endpunktes. Wie bekannt, hat dies Müller und nach ihm alle anderen Experimentatoren dadurch zu erreichen gesucht, daß sie die beweglichsten Theile, nämlich die Cartilagines arytaenoideae fesselten, indem sie quer durch sie einen Pfriemen stießen, diesen mit Schnüren umschlangen, welche rückwärts durch ein feststehendes durchlöchertes Brett gezogen und befestigt wurden. Die Spannung geschah mittelst eines Gewichtes, welches an einem durch die Schildknorpelkante gezogenen Faden gehängt wurde.

Es ist begreiflich, daß diese Methode nur ein Nothbehelf ist, denn sie gestattet keine Versuche über den Einfluß der verschiedenartigen Stellungen der Gießbeckenknorpel, und ist deshalb, wenn auch für die meisten Versuche genügend, doch nicht für alle ausreichend. Um diese Methode zu verbessern und die Verhältnisse nachzuahmen, wie sie in der Natur vorliegen, habe ich folgenden Weg eingeschlagen.

---

[1]) Fechner's Repertor. I. S. 283 ff.

Digitized by

Ich fixire die Cartilago thyreoidea, Fig. 147 *g*, indem ich in ihre Knorpelmasse zwei Paare von scharfen Stahlhaken einführe, und zwar das eine Paar mit nach oben, das andere mit nach unten gerichteter Spitze. An diese Haken sind starke seidene Schnüre *h h* befestigt, welche von dem oberen Paar nach oben, von dem unteren nach unten je zu einem Ring eines gemeinsamen Stativs führen. Durch Entfernung der Ringe von einander und ihre nachträgliche Feststellung mittelst der Schrauben *i i* am Stativ *h* ist man im Stand, den Schildknorpel unverrückbar fest zwischen den vier Schnurpaaren schwebend aufzuhängen. Mittelst eines kleinen gabelförmigen Hakens *k* an dem einen Arm eines balancirten Wagbalkens, welcher den unteren Rand der Cartilago cricoidea faßt, läßt sich in der früher beschriebenen Weise die Cricoidea der Thyreoidea bis zur Berührung nähern und dadurch die Stimmband-Spannung reguliren, wenn man nämlich in die Wagschale Gewichte legt, und dem Wagbalken anfänglich eine gegen den unteren Ringknorpelrand stark geneigte Stellung gegeben hat, und wenn ferner die Cartilagines arytaenoideae fixirt sind.

Diese Fixirung muß eine derartige sein, daß sie in allen Stellungen der Knorpel gleich leicht ausführbar ist. Zu dem Zweck benutze ich ein 4 Millimeter breites, 5 Centimeter langes Stück gut gehärteten Stahles, welcher vorn in eine äußerst scharfe, kurze dreischneidige Klinge endigt, Fig. 144 *d*. Diese wird von hinten nach vorn bis an den Vocalfortsatz des Gießbeckenknorpels parallel mit der Gelenkfläche der Cricoidea in jenen eingestoßen. Ist dieses geschehen, so wird ein Stück Messing, welches an einem Ende eine krallenförmige, innen rauhe Krümmung hat, *b*, so auf der kleinen Stahlstange mit einer Stellschraube *c* befestigt, daß zwischen die Klinge und die vorn 4 Millimeter breite Kralle die äußere Pyramidenkante des Knorpels zu liegen kommt (Durchschnitt: Fig. 145, *a* Klinge, *b* Knorpel, *c* Kralle).

Fig. 144.

Fig. 145.

Auf diese Weise läßt sich der so fixirte Knorpel mittelst des Stahl-Messing-Hebels beliebig handhaben, an Stative Fig. 147 *l l* befestigen, oder selbst mittelst beschwerter Schnüre, welche durch die Oese am hinteren Ende des Hebels gehen, Fig. 144 *a*, und über Rollen nach verschiedenen Richtungen laufen, entsprechend der Wirkung der Muskeln mit meßbarer Kraft dirigiren.

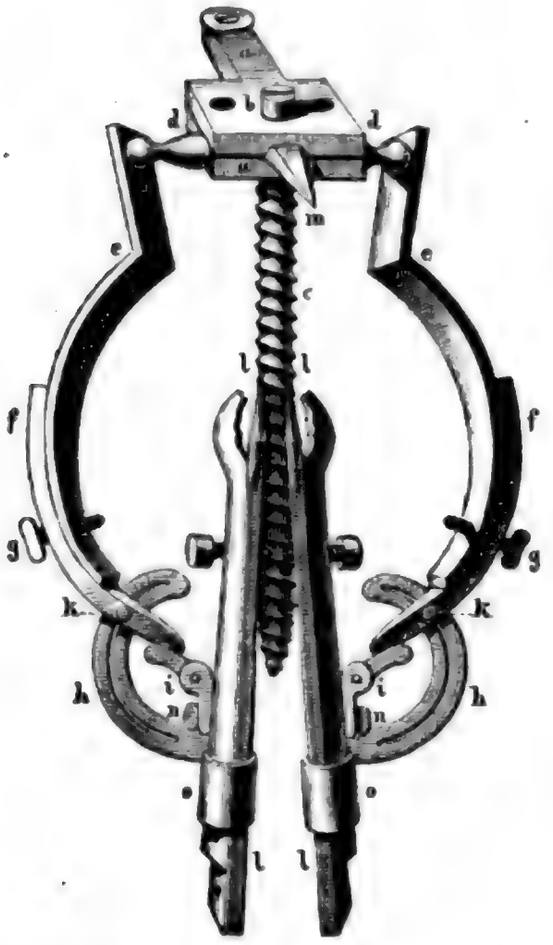
Diese Vorrichtung will ich die Hebel der Gießbeckenknorpel nennen. Um nun diese Hebel in jeder beliebigen Lage einstellen und in ihr fixiren zu können, construirte ich folgenden Apparat: Zwei dicke Messingstücke wie in Fig. 146, *a a*, nehmen in entsprechende Ausschnitte an ihren beiden Enden Kugeln auf, welche an die weiteren Stücke festgenietet sind. Die Schraube *b* dient, beide Stücken gegen einander zu pressen, und dadurch die Kugeln in ihren Ausschnitten unbeweglich zu machen. Die lange Holzschraube *c* dient als Stütze oder Pfeiler für den ganzen Apparat, wenn sie in senkrechter Stellung auf dem Windkasten oder in der Nähe des Gebläses eingebohrt wird. An den Kugeln *d d* sind die Bogenstücke *e e* befestigt; diese sind also in einem Kugelgelenk in weitem Umfang nach allen Richtungen hin beweglich.

Auf den Bögen *e e* lassen sich zwei andere *f f* verschieben, welche ge-

Digitized by Google

schlitzt sind, und mit den Schrauben *g g* auf den darunter befindlichen fixirt werden können. An dem hinteren Ende jener ist ein Charnier *i i* angebracht, dessen Körper auf den Hebeln *l l* bei *n* angeschraubt wird. Von hier aus läuft ein kleiner Messingbogen *h h*, mit einem Schlitz versehen, nach vorn, auf welchen mittelst der Schrauben *k k* die Bögen *f f* und *e e* bei jedem beliebigen Winkel des Charniers fixirt werden können. Die Aufstellungsweise ist folgende: Dicht vor dem Kehlkopf wird die Schraube *c* senkrecht eingelassen, und zwar so weit, bis der kurze, scharfe Stachel *m* an der Stelle der Außenfläche des Kehlkopfes befindlich ist, welche innen dem vorderen Stimmbandende entspricht. Bis dahin wird der Stachel eingestoßen, dann werden die in die Gießbeckenknorpel eingesenkten Hebel durch die Schrauben *n n* an die Bögen, welche ich die »Fesseln« nennen will, angeschraubt; diesen selbst wird die beabsichtigte Länge und Lage gegeben, in welcher sie theils durch die Stellschrauben *g g* und *k k*, theils durch Stativpincetten gehalten werden, in die man die kleinen Hülsen *o o* einklemmen kann.

Fig. 146.



β. Die Erzeugung von Schwingungen

geschieht entweder mittelst eines gekrümmten Rohres durch den Athem, oder durch ein Gebläse. Man hat allgemein das Letztere vermieden, obwohl es sehr viele Bequemlichkeiten hat, weil man die Austrocknung der Bänder durch den Wind fürchtete, und auch meist allzurasch eintreten sah. Ich habe diese Uebelstände vollkommen beseitigt, und kann, ohne die Bänder anzufeuchten, 3—4 Stunden fortwährend mit demselben Präparat und den gleichen Erfolgen arbeiten. Von einem Windkasten aus geht nämlich ein 1′ langer elastischer Schlauch, Fig. 146 *a* (s. f. S.), von ½″ Durchmesser zu einer sehr geräumigen, etwa 1½ Maaß fassenden tubulirten Vorlage (*b*), in welcher sich beiläufig ein Quart Wasser befindet. Im Tubulus steckt ein Holzrohr, welches sich in zwei Röhren spaltet; durch die eine mit einem Kork verschließbare, *c*, kann Wasser in die Vorlage nachgegossen werden, auf der anderen ist ein ½″ Durchmesser haltendes, 1½′ langes Rohr aus vulkanisirtem Kautschuk, *d* aufgebunden, welches auf eine gekrümmte Messingröhre *e* gesteckt wird, die an der tiefsten Stelle ihrer Krümmung *f* geöffnet werden kann. Dieses Rohr trägt den aufgebundenen, und in der oben beschriebenen Weise am Stativ *h* befestigten Kehlkopf *g*. Vor Beginn des Versuches wird das Wasser in der Vorlage bis zu 60° R. erhitzt, sodann das Gebläse angetrieben,

Digitized by Google

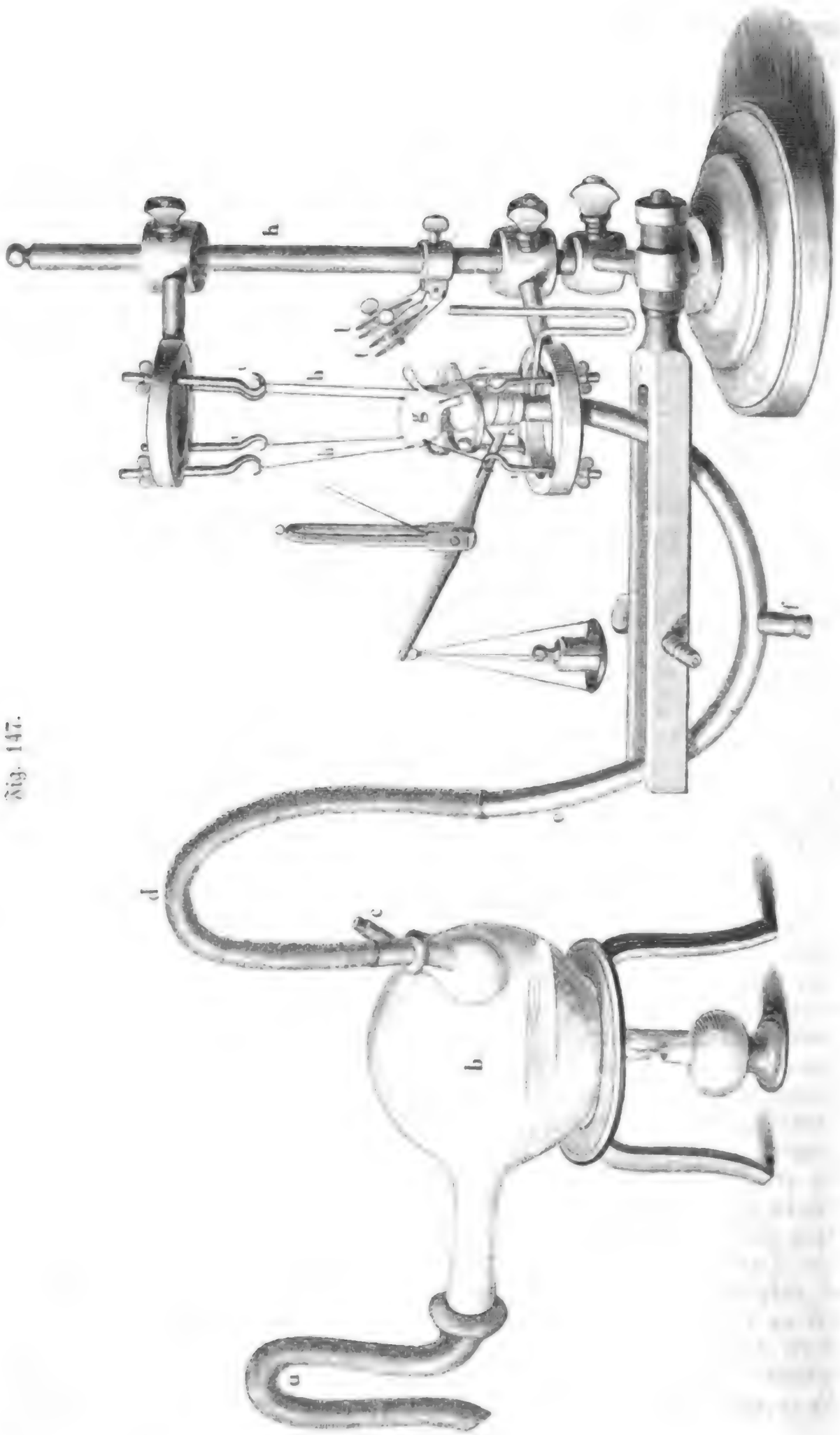


Fig. 147.

wobei die Luft über das heiße Wasser streicht, sich mit Wasserdampf sättigt und so das Austrocknen der Bänder verhindert. Von Viertel- zu Viertelstunde wird das Wasser wieder stärker erhitzt, die Lampe weggezogen und aufs Neue der Kehlkopf angesprochen. Die elastischen Schläuche erleichtern die Manipulation des sonst sehr schwerfälligen und umfänglichen Apparates. Das überdestillirende Wasser kann durch die Oeffnung im Messingrohr abgezapft werden, sobald man sein brodelndes Geräusch hört.

Wird auf diese Weise das Präparat angesprochen, so gewahrt man, nachdem zur besseren Einsicht Kehldeckel und obere Stimmbänder entfernt worden sind, eine Aufblähung des ganzen Stimmbandes und je nach der Windstärke einen vollkommneren oder unvollkommneren Rückschwung; denn es bleibt die Stimmritze weiter als vor der Ansprache, wovon man sich mit bloßem Auge wie mit der stroboskopischen Scheibe überzeugen kann, um so weniger jedoch, je stärker die anfängliche Spannung war.

Auch bei den natürlichen Stimmbändern machte ich häufig die Bemerkung, daß man sie, wenn sie zumal bei etwas weiterer Ritze nicht tönen wollen, dazu leicht und, so lange das Gebläse im Gange ist, andauernd bringen kann, wenn man ihren Rand mit einer stumpfen Nadel einmal schnell niederdrückt, oder wenn man sie durch einen einmaligen stärkeren Windstoß tönend gemacht hat.

Was bei den Kautschukbändern viel weniger als bei den natürlichen Stimmbändern influirt, ist die Temperatur des Windes. Brachte ich die im Keller aufbewahrten Kehlköpfe in das Zimmer und versuchte sie, nachdem die Knorpel sämmtlich unverrückbar eingestellt waren, mittelst des Gebläses anzusprechen, ohne daß die Luft erwärmt worden war, so gelang dies niemals; erst wenn einige Zeit die mit Wasserdampf gesättigte warme Luft durch das Präparat getrieben worden, traten die Töne, ohne daß irgend eine Aenderung an der Lage und Stellung der Knorpel vorgenommen worden war, rein und klangvoll auf. Der etwaigen Austrocknung des Stimmbandgewebes während der Zeit der Aufbewahrung wurde jedesmal dadurch vorgebeugt, daß ein nasser Fließpapierbausch auf die Stimmritze gelegt wurde, so lange die Versuche ausgesetzt blieben.

γ. Die Modificationen der Schwingungserregung.

Abgesehen von der Spannung der Bänder durch die Muskeln, ist die Tonhöhe abhängig von der Stärke des Windes, durch welchen bei allmäliger Steigerung der Ton, zumal wenn im Anfang die Stimmbänder sehr schwach gespannt waren, beträchtlich in die Höhe getrieben werden kann. J. Müller giebt an, daß der Tonumfang, welcher bei gleichbleibender Spannung durch bloße Modification der Windstärke erzielt werden kann, eine Quinte und mehr betrüge, und stellt die natürlichen Stimmbänder den künstlichen insofern gegenüber, als bei diesen der Grundton nur um einige halbe Töne gesteigert werden könne. Bei unseren Versuchen mit vulkanisirtem Kautschuk sehen wir, daß Fälle vorkommen können, in welchen diese Zungen denen des Kehlkopfes durchaus nicht nachstehen. Es sind nicht die Structurverhältnisse, d. h. das Arrangement der Gewebselemente, was hiebei den Ausschlag giebt, sondern der Grad und die Vollkommenheit der Elasticität. Es haben also auch nicht die Stimmbänder als organische Gewebe und als nasse Häute den Vorzug vor den trockenen Massen des gewöhnlichen Kautschuks, sondern allein vermöge

Digitized by Google

ihres Elasticitätsumfanges, welcher auch dem letzteren gegeben werden kann, wenn ihm Schwefel im amorphen Zustand beigebracht wird.

Die Eigenthümlichkeit des Stimmbandgewebes verursacht aber eine andere Differenz zwischen den natürlichen und Kautschukzungen, welche darin besteht, daß bei den letzteren die Vermehrung der Schwingungsmengen um eine bestimmte Größe bis nahe vor das erreichbare Maximum ziemlich gleiche Verstärkung des Windes verlangt, während diese Verstärkung rasch wachsen muß in dem Maaß, als bei den natürlichen Stimmbändern der Ton bereits schon in die Höhe getrieben ist, was sich aus dem über den Elasticitätsmodulus dieser Gewebe im Früheren Nachgewiesenen leicht erklärt. Diese Schlußfolgerung ist auf die Betrachtung der physikalischen Eigenschaften des organisch elastischen Gewebes hin gemacht, und sie ist auch in soweit richtig, als die Kraft des Windes zu weiterer Dehnung des Bandes verwendet wird. Wie wenig aber dieses gesetzliche Verhältniß von Windstärke und anfänglicher Spannung an den bei verschiedenen Tönen und gleichem Spannungsgrad auftretenden Manometerständen hervorleuchtet, mag beistehende Tabelle erläutern. Die dazu gehörige Curventafel VI erleichtert den Ueberblick. Jede Curve stellt dabei die bei einer bestimmten Spannung der Bänder durch Variation der Windstärke erreichbaren Töne dar, wobei sich I—VI auf die Stimmbänder und I′ und II′ vergleichungsweise auf eine aus der Carotis des Menschen gebildetete einlippige Zunge bezieht.

Schwingungsmengen der Töne.	Spannungsgrade der Stimmbänder. (Curventafel VI.)						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	
345	30						Manometerstände, bei welchen die vorstehenden Töne in den verschiedenen Spannungszuständen der Stimmbänder möglich waren.
352	33						
359,5	34,4						
366,6	37						
374,4	40						
378,5		30					
382,6	42						
391,1	44	33					
400	46	36					
409,3	51	41,0					
419	55	46	30				
429,2	65	50	33				
440	72	55	36				
451,2	80	60	42			40	
460,6					35	45	
463,1	82	65	45			50	
475,6	85	67	53		45	55	
488	89	70	61	40	60	60	
502,9	90	74	66	46	70		
517,6	104	77	72	55	80		
533	112	83	74	63	90		
550	119	87	79	70			
574,2	129	95		80			
586,6		100		90			
606,9		110		100			
628,5		117		104			
651,1							

Digitized by Google

Schwingungsmengen der Töne.	Spannungsgrade einer horizontal gelagerten Zunge aus der Carotis gebildet.	
	I'.	II'.
482,2	37	
492,9	55	
494,3		33
502,8	70	50
510,1	75	
517,6		70
523,8	90	
533,3		90
538,2	95	
544,9		95
556,9	125	

Betrachtet man diese Tabelle mit der dazu gehörigen Curventafel, so sieht man auch hier wieder bestätigt, was im Früheren über das Verhältniß der Manometerwerthe zu den Tönen gesagt wurde. Auch bei den natürlichen Stimmbändern können diese Werthe nicht in ein einfaches gesetzliches Verhältniß zu den Tonschwingungen gesetzt werden, und besonders die Curve V und VI ist geeignet, zu versinnlichen, wie gewisse, in unserem Fall zufällige, Unregelmäßigkeiten in der Spannung sofort ganz andere als die zu erwartenden Manometerstände für die dabei producirbaren Töne verlangen. Daß die anfänglichen Spannungsverhältnisse hiebei wesentlich influiren, sieht man daraus, daß die Reihe möglicher Töne (Curve VI) unerwartet früh abbricht; bei Curve V ist es ähnlich. In Folge dessen kommt es vor, daß bei zwei verschiedenen Spannungsgraden und demselben Manometerstand der gleiche Ton auftreten kann (denn die Curven kreuzen sich), während dies sonst nicht der Fall ist. Die Ansprache durch das Gebläse war im einen Fall genau so wie im anderen, die wesentliche Bedingung kann demnach allein in einer Abnormität der anfänglichen Spannung gelegen sein.

Je steiler die Curve abfällt, um so weniger ausgiebig ist natürlich die Veränderung des Manometerstandes innerhalb dieser Grenze. Nun ist bei Vergleichung der den Stimmbändern und der Arterienhaut angehörigen Curven interessant zu beobachten, wie ungleich günstiger in dieser Beziehung jene gestellt sind, obwohl bei der Arterienhaut mit dem festen und unter dem bevorzugten Winkel eingestellten Gegenlager das Umgekehrte erwartet werden durfte. Einerseits aber ist es die viel schmälere beweglichere Membran des Stimmbandes, zweitens die noch günstigere Direction des Windstromes aus dem verengten Canal des unteren Stimmbandraumes hervor, endlich die Gegenwart einer doppelt elastischen Zunge (cf. S. 644 ff.), was zusammen eine größere Breite der Schwingungsmengen innerhalb engerer Grenzen der Manometerschwankungen möglich macht. Erst dann nähert sich das Stimmband der Arterienhaut mehr, indem seine Curve in einzelnen Fällen (z. B. V) fast so steil wird, wenn einzelne Bedingungen der günstigsten Ansprache unerfüllt geblieben sind. —

Bei dem Kehlkopf sind es immer zwei Bänder, welche durch den Luft-

Digitized by Google

strom in Bewegung gesetzt werden. Gleichwohl wird das Verhältniß der einlippigen Zungen mit festem Gegenlager auch hier zu berücksichtigen sein; denn es kann gewissermaßen das eine Band als Gegenlager des anderen, wenn auch als elastisches, betrachtet werden. Hier können verschiedene Fälle eintreten, indem nämlich beide Stimmbänder gleiche Töne geben, wobei der gemeinsame Ton derselbe ist, welchen jedes Band für sich giebt, oder die Spannung ist ungleich, wobei denn, wie bei dem künstlichen Kehlkopf, auch mehrere Fälle möglich sind. Mittelst der oben beschriebenen Klemme ist man leicht in den Stand gesetzt, den Bändern die verschiedensten Grade der Spannung zu geben. Dabei unterscheide ich drei Fälle.

Beide Bänder sind ungleich gespannt, und liegen erstens in einer, oder in verschiedenen Ebenen, was in der Natur je nach den Contractionszuständen der symmetrischen Gießbeckenknorpelmuskeln ebenfalls stattfinden kann. Liegen sie in einer Ebene, so können beide tönen; der seltnere Fall, in welchem die Windstärke jedesmal sehr beträchtlich sein muß, und wobei zugleich die Töne meist ihrer vollkommnen Reinheit entbehren; oder es tönt bloß das eine, während das andere tonlos schwingt; jenes ist dann meist das tiefer gestimmte; oder es tönen beide mit gegenseitig accommodirten Schwingungen.

Liegen sie zweitens nicht ganz in einer Ebene, so tönt stets das tiefer stehende wenigstens bei den schwächeren Graden der Spannung. Ich nehme, um dies zu beobachten, die beiden Hebel der Gießbeckenknorpel in die Hände und bringe bald das eine, bald das andere Band über das entgegengesetzte. Befindet sich eine dünne Wasserschicht auf denselben, so sieht man in diesem Moment die stehenden Wellen auf der Oberfläche des tiefer liegenden fortdauern, auf der des höher liegenden verschwinden, während sie auf beiden zu sehen sind, so lange diese sich in derselben Ebene befinden. Bei beträchtlicher Abspannung und geringster Windstärke ist dies am besten zu beobachten; ich habe aber bei sehr starken Spannungsgraden dasselbe Phänomen ebenfalls sehr häufig eintreten sehen. Drittens: sie sind gleichgespannt, dann geben sie gemeinschaftlich einen etwäs stärkeren Ton als jedes Band für sich.

Was die Direction des Windstromes betrifft, so sind am natürlichen Präparat und im Leben wenig und nur geringe Modificationen möglich. Der Bau des Kehlkopfes und die Art und Weise, in welcher die Stimmbänder über den Hohlraum desselben gespannt sind, bedingt es, daß sich die Verhältnisse günstiger gestalten, als wir es bei unseren künstlichen Apparaten gewöhnlich auszuführen im Stande sind.

Die Stellung der Stimmbänder bringt es nämlich mit sich, daß sie, eine Falte bildend, theils gegeneinander geneigt, theils horizontal wenigstens mit ihren Rändern einander gegenüber liegen. Je nach den Contractionsgraden der Thyreoarytaenoideae und Cricoarytaenoideae laterales wird der Windstrom bald mehr bald weniger in einer senkrecht auftreffenden Richtung den Stimmbändern im Ganzen zugelenkt, und je nach der Einstellung der Cart. cricoidea und der Arytaenoideae ist die Stimmbandebene mehr oder weniger geneigt: Umstände, welche auf die Leichtigkeit der Ansprache influiren, wie aus dem Früheren hervorgeht und nur durch wenige Beispiele aus den Versuchen am natürlichen Kehlkopfpräparat hier bestätigt werden soll.

Wird nichts an den Spannungsverhältnissen der Bänder geändert, was übrigens nur durch die beschriebenen Apparate verhindert werden kann, so ändert sich auch der Ton nicht bei den verschiedensten Neigungsgraden der Stimmbandebene, vorausgesetzt, daß man die Windstärke auf dem für die

Digitized by Google

Ansprache nothwendigen Minimalwerth hält. Thut man dies nicht, sondern überläßt das Gebläse sich selbst, so steigt jedesmal der Ton, wenn man die Neigung der Stimmbandebene steiler macht. So war er bei schwächerer Neigung im einen Fall + H (129,2 Schwingungsmenge) und stieg bei stärkerer Neigung auf + C (133,3).

In einem anderen Fall stieg der Ton von h auf cis. In allen Fällen konnte er aber leicht durch Verringerung der Windstärke bei der stärkeren Neigung auf den bei schwächerer Neigung aufgetretenen zurückgeführt werden, während der letztere bei jedem schwächeren Wind verstummte. —

Wie wichtig die Direction des Luftstromes gegen die Stimmbandränder hin ist, läßt sich an meinem künstlichen Kehlkopf sehr leicht zeigen. Stellt man nämlich die die Cartilagines arytaenoideae repräsentirenden Metallstücke (Fig. 137 *e*) so, daß die Stimmritze nicht in der Querachse des Körpers des Kehlkopfrohres zu liegen kommt, so sprechen die Töne gar nicht mehr an. Der Luftstrom bricht sich an dem in dieser Querachse gelegenen Membranstück, welches eben nicht der freie Rand ist, wird gebeugt, und entweicht, indem er das zumeist jenseits dieser Achse gelegene Band niederdrückt, ohne tönende Schwingungen zu erregen, aus der Ritze. Ebenso überzeugt man sich, wenn man die natürlichen Gießbeckenknorpel mit ihren Hebeln handhabt, daß sofort der Ton verstummt, wenn man etwas aus der Ebene der einen Querachse des Kehlkopfes hinausrückt.

Die Länge der Stimmbänder an sich ist ohne Einfluß auf die Tonhöhe. Bei geeigneten Spannungsgraden geben kurze und lange Stimmbänder denselben Ton, nur muß die Windstärke je nach Höhe oder Tiefe des Tones und je nach Länge oder Kürze der Stimmbänder modificirt werden. Im Vergleich mit den Kautschukbändern gilt Aehnliches wie das früher Erwähnte. Ich habe reine tiefe Töne mit künstlichen Zungen erhalten, welche nicht länger als die natürlichen Stimmbänder waren. So bekam ich an den ganz erschlafften 17 Millimeter langen Stimmbändern meines künstlichen Kehlkopfs (s. oben Fig. 137) ganz leicht den Ton g, obwohl die Bänder von äußerster Zartheit waren, wie sie bei weiblichen und kindlichen Kehlköpfen nicht angetroffen werden, deren tiefste Töne c, höchstens f sind.

Die Form der ganzen Stimmritze kann eine vierfache, die Weite der Ritze dabei in zwei Fällen eine sehr variable sein. Bei keiner der verschiedenen Formen ist die Ansprache absolut unmöglich, wenn auch in verschiedenem Grad leicht. Ueberhaupt am schwierigsten ist sie bei III (Fig. 123), am leichtesten bei II. Sehr schwer ist der Entscheid der Frage, ob ein gewisser Ton durch Veränderung der Stimmritzenform unbedingt mit verändert werden müsse oder nicht, wie denn auch hierüber die Meinungen der Autoren ganz verschieden sind. Man erinnere sich, daß die Cartilagines arytaenoideae nicht einen fixen Punkt haben, um welchen sie sich drehen, daß die Gelenkfläche auf der Cartilago cricoidea eine beträchtliche Neigung nicht bloß nach vorn, sondern auch nach außen hat, so wird man einsehen, daß jede Veränderung ihrer Lage die Entfernung des hinteren Stimmbandendes (an den Vocalfortsätzen) von dem vorderen Stimmbandende mit verändern muß, wenn man nicht ganz besondere Vorsichtsmaßregeln anwendet, auf das Genaueste die Stimmbandlänge gleich zu erhalten, während man die Gießbeckenknorpel bewegt, und dadurch die Stimmritzenform variirt. Hat man jene fixirt, so läßt sich überhaupt wenig von den Versuchen, diese Form irgendwie sonst zu verändern, erwarten. Hat man sie nicht fixirt, so wird es um so schwerer,

ſie mittelſt der Hebel zu handhaben, ohne die Stimmbandſpannung zu variiren. Aus freier Hand ſie zu dirigiren, muß ſogleich aufgegeben werden. Die früher beſchriebenen »Feſſeln« ſind hier auch nicht in Anwendung zu bringen, denn bei einer abwechſelnden Divergenz und Convergenz der Hebel bleibt die Entfernung der beiden Stacheln *m* und *l* (Fig. 146), entſprechend dem vorderen und hinteren Stimmbandende, nicht gleich. Vielmehr müßte, wenn dieſes, wie es doch die Aufgabe hier iſt, der Fall ſein ſollte, der Mittelpunkt der Kugeln *d d* in der Spitze *m* gelegen ſein. Deshalb haben hiezu die Feſſeln der Gießbeckenhebel eine ſolche Form, daß ſich die Stücke *e e* Fig. 146 mit Haken, ſtatt der Kugelgelenke, um die Schildknorpelkante herumkrümmen, deren Spitzen bis zum vorderen Stimmbandende, aber nicht weiter, in den Knorpel eingeſtoßen werden. Wie man nun auch bei freier Handhabung des Hebels den Gießbeckenknorpel drehen und wenden oder verſchieben mag: die Entfernung des Punktes *e* von der ſcharfen Spitze des Hebels bleibt gleich, alſo auch die Länge des Stimmbandes, wofern natürlich auf früher angegebene Weiſe das auf den Hebel aufgeſchraubte Charnier *i* der Feſſel fixirt iſt.

Mittelſt dieſer Vorrichtung läßt ſich nun ſicher der Einfluß der Stimmritzenform auf die Töne ſtudiren, wobei aber eine genaue Beachtung des Manometerſtandes unerläßliche Bedingung iſt. Das Anblaſen des Kehlkopfes mit dem Athem ohne gleichzeitige Controle für ſeine Stärke durch den Manometer, wobei man ſich auf das bloße Gefühl des ſchwächſten Erſpirationsdruckes verließe, kann durchaus hiebei nicht geſtattet werden. Man findet nämlich immer eine mit dem fortſchreitenden Verengern der Ritze gleichzeitig eintretende Tonerhöhung, verbunden mit einem Steigen des Manometerſtandes, während das Gebläſe im einen wie im anderen Fall mit dem gleichen Gewicht beſchwert iſt.

War das Ventil geöffnet, und hatte die Stimmritze eine mittlere Breite von 2,5 Millimeter, ſo war bei 70 Millimeter Manometerſtand der Ton = — Cis (136,9). Verſchluß des Ventiles allein erhöhte den Ton auf — Cis (139,5) und das Manometer gab einen Druck von 75 Millimetern an. Wurden endlich die Stimmbänder einander bis zur Berührung genähert und das Ventil zugleich geſchloſſen, ſo ſtieg der Ton auf E (165,3) und der Waſſerdruck auf 95 Millimeter.

Auch bei den höheren Bruſttönen blieb der ſcheinbare Einfluß der Stimmritzenform nicht aus. Zum Vergleich wählt man gewöhnlich die geringſten Windſtärken, bei welchen die einzelnen Töne hervorgerufen werden können, und beurtheilt hienach, ob eine weitere eingeführte Bedingung von Einfluß ſei oder nicht. Dies iſt jedoch ein ganz unſtatthaftes Verfahren. Es iſt allerdings richtig, daß es ſehr viele Fälle giebt, in welchen eine mit der Stimmritzenverengerung correſpondirende Entlaſtung des Gebläſes immer noch die Tonerzeugung überhaupt zuläßt, und zwar ſo weit, daß *derſelbe* Ton bei allen Formen der Ritze zum Vorſchein kommt; es giebt aber eben ſo gut viele Fälle, in welchen jeder Verſuch einer Entlaſtung des Gebläſes die Möglichkeit einer Tonerzeugung ſofort ausſchließt, und dann iſt der bei dem relativ ſchwächſten Blaſen erzeugte Ton, wegen des abſolut höheren Manometerſtandes im Vergleich mit einem zweiten Ton bei weiterer Stimmritze, eo ipso höher. So konnte es kommen, daß die Anſichten in dieſem Punkt ſich ſo ſehr widerſprachen, während die Stimmritzenform, an ſich ganz bedeutungslos für die Erzeugung *eines beſtimmten Tones*, ſehr einflußreich dagegen auf die *Möglichkeit einer Tonerzeugung überhaupt*, in-

Digitized by Google

direct auch auf den bestimmten Ton, welcher bei ihr erzeugt werden kann, influirt.

Das Stimmband braucht nicht in allen seinen Theilen gleich betheiligt bei den tönenden Schwingungen zu sein; es kann sich von selbst oder durch gewisse Mittel in wesentlichere und unwesentlichere Portionen abtheilen, was für die Theorie eines bestimmten Registers, nämlich der Fistelstimme, von Wichtigkeit ist. Vorläufig gehört aber nur hieher die Frage, welche Veränderungen künstlich an den Stimmbandtönen herbeigeführt werden können, wenn man mechanisch am Präparat gewisse Portionen des Bandes am Schwingen hindert oder das Band zwingt, sich in solche verschiedene Portionen zu theilen. Ich verfahre wie bei den Versuchen mit Kautschukzungen und berühre ganz leise das schwingende Stimmband mit einer feinen Nadel. Geschieht dieses, so ändert sich der Ton je nach der Berührungsstelle, wobei ebenfalls auf die Mitte einer mit dem Stimmband parallel laufenden Linie in der Nähe des Randes der höchste Ton fällt. Man wollte beobachtet haben, daß eine derartige Berührung des Stimmbandes den Ton nicht verändere, was man sofort zur Unterstützung gewisser Theorien über die Stimmbildung im Allgemeinen benutzte.

Wie man zu der der unsrigen entgegengesetzten Beobachtung kommen konnte, ist leicht zu beweisen, und steht solches auch nicht in Widerspruch mit jener. Gewöhnlich werden die oberen Stimmbänder und die Epiglottis entfernt, wenn man an den unteren Stimmbändern experimentiren will. Dies hat im Ganzen zwar seine entschiedenen Vortheile, im Einzelnen jedoch, wie man gerade in diesem Fall sieht, seine Nachtheile. Bei Entfernung der oberen Stimmbänder kann ein großer Theil der elastischen Fasern, welche von den unteren heraufziehen, nicht geschont werden, und dadurch geht in beträchtlichem Maaß die natürliche Spannung dieser Theile und die Continuität des dem unteren Stimmband speciell zugehörigen elastischen Gewebes verloren, und zwar um so mehr, je mehr man das untere Stimmband bloßzulegen sucht. Ist dieses geschehen, so ist auch eine regelmäßige Mittheilung der Schwingungen von dem Bandrand aus auf den Bandkörper nicht mehr möglich, in Folge dessen dann auch die Berührung des nackten Bandes bis nahe gegen den Rand hin erfolglos bleibt, so lange das Band nicht so ausgedehnt schwingt, wie bei den Contratönen der Fall ist. Hat man aber die oberen Stimmbänder belassen, deren Berührung nirgends den Ton der unteren verändern kann, und geht mit einem Sförmig gebogenen Draht um den Rand der oberen so herum, daß tief im Ventrikel das eine Ende die Oberfläche des unteren Stimmbandes berührt, so ändert sich schon in nicht unbeträchtlicher Entfernung vom freien Rand in Folge dessen der ursprüngliche Stimmbandton.

Berührung des freien Randes selbst hebt jederzeit die Schwingung auf. Kleben, wie nicht selten, die Stimmbandränder an einer oder der anderen Stelle durch zäheren Schleim zusammen, so entstehen auch dabei nicht derartige Schwingungsknoten, welche die Bildung einer ganzen Reihe anderer und somit das Entstehen der Flageolettöne im Gefolge hätten, sondern die Bänder theilen sich dabei einfach in Portionen, welche schwingen, und in solche, welche nicht tönend schwingen. Ob die Portionen diesseits oder jenseits der verklebten Stelle tönen, hängt von den günstigeren oder ungünstigeren Bedingungen der Ansprache für diese oder jene ab. Von einer willkürlichen Abtheilung der Bänder in schwingende und nicht schwingende Portionen durch

Digitized by Google

gegenseitige Berührung der Stimmbandränder kann ohnehin nicht die Rede sein.

Da sich die Stimmbänder im Inneren eines mit Luft erfüllten Rohres befinden und dasselbe gleichsam in zwei Theile abtheilen, von denen der eine diesseits, der andere jenseits der Bänder liegt, so hat man diese beiden Röhrenabtheilungen als Wind- und Ansatzrohr betrachtet, nämlich Luftröhre und Kehlkopf bis unter die Stimmbänder als jenes, Kehlkopfraum über den Stimmbändern und Mund- und Nasenrohr als dieses; wobei man auf deren Veränderlichkeit in Beziehung auf die Länge, welche sie annehmen können, rechnete, um darauf hin ihnen einen gewissen Einfluß auf die producirten Töne zuzuschreiben. Hinauf- und Herabsteigen des Kehlkopfes muß entsprechende Veränderungen der Längendimensionen an diesen beiden Röhrenstücken herbeiführen, und es lag nahe, Resultate, welche man an Kautschukzungen gewonnen hatte, auf die natürlichen Stimmbänder überzutragen, und in der That findet auch kein Unterschied statt, wenn man die richtigen Parallelen zieht. Hierüber hat Rinne[1]) ebenfalls Aufschluß gegeben und durch leicht zu bestätigende Versuche den Weg zur richtigen Vergleichung gezeigt.

Ansatzröhren auf die Stimmbänder werden am sichersten nach Rinne's Methode so aufgesetzt, daß man den Schildknorpel in den Ausschnitt eines größeren Brettchens versenkt und dieses als Unterlage für die verschieden langen Aufsätze benutzt. Wendet man auch stark verknöcherte Kehlköpfe an, und ersetzt das eine Stimmband mit der Cart. arytaen. durch ein Brettchen als Gegenlager gegen das zweite Stimmband, so entsteht durchaus keine merkliche Vertiefung des Stimmbandtones, die Länge der Ansätze mag noch so verschieden sein. Müller[2]) gelangte zu ähnlichen Resultaten, war aber geneigt, hierin einen Mangel an Uebereinstimmung dieser Zungen mit denen des künstlichen Kehlkopfes zu finden, was jedoch nur für die Fälle gilt, in welchen zwei Kautschukzungen sehr differente Spannung haben, während bei gleich- oder nahezu gleichgestimmten Zungen genau dasselbe Resultat durch die Ansätze erreicht wird, wie bei den Stimmbändern des natürlichen Präparates. Bei diesem kommt auch bei Weitem weniger auf die Differenz der Stimmung beider Stimmbänder an, weil hier die Möglichkeit einer zum Retardiren der Schwingung des einen Bandes hinreichenden Luftverdichtung in dessen Nähe durch die Leichtigkeit, mit welcher die ganze Umgebung der Stimmbänder vibrirt, außerordentlich viel geringer ist, als bei dem aus Holz oder Metall gefertigten künstlichen Kehlkopf. Die Differenz zwischen dem natürlichen und künstlichen Kehlkopf beruht also viel weniger auf der Verschiedenheit des Zungenmateriales, als auf der der Dichtigkeit und Elasticitätsgröße an den die Bänder umgebenden Massen. Diese Bemerkungen gelten sowohl für das Register der Brusttöne als das der Falsetttöne.

Der Einfluß der Windröhrenlängen, bei den künstlichen Vorrichtungen sehr bemerklich, macht sich auch bei dem natürlichen Präparat geltend, um so weniger aber auch hier, je weniger starr das Material ist, aus welchem die Umgebung der Zungen gebildet ist, z. B. bei unverknöchertem Knorpelgerüst des Kehlkopfes jüngerer Individuen, bei welchem Rinne die eine Längshälfte selbst durch eine hölzerne Halbröhre ersetzen konnte, ohne irgend welche Wirkung verschiedener Windröhrenlängen beobachtet zu haben.

---

[1]) Müller's Archiv a. a. O.
[2]) Physiolog. II. S. 202.

Digitized by Google

δ. Die Spannungsgrade

der Stimmbänder durch die im II. Theil näher besprochenen Muskeln sind bei jeder beliebigen Länge derselben das wesentlich Bedingende für die Tonhöhe; jedoch sind die absoluten Gewichtswerthe, durch welche die für einen bestimmten Ton nothwendigen Spannungsgrade herbeigeführt werden, weder für alle Stimmbänder gleich, noch auch stehen bei ein und demselben Band ihre Quadratwurzeln im directen Verhältniß zur Tonhöhe, wie dieses bei den Saiten und wahrscheinlich auch bei Kautschukzungen der Fall ist.

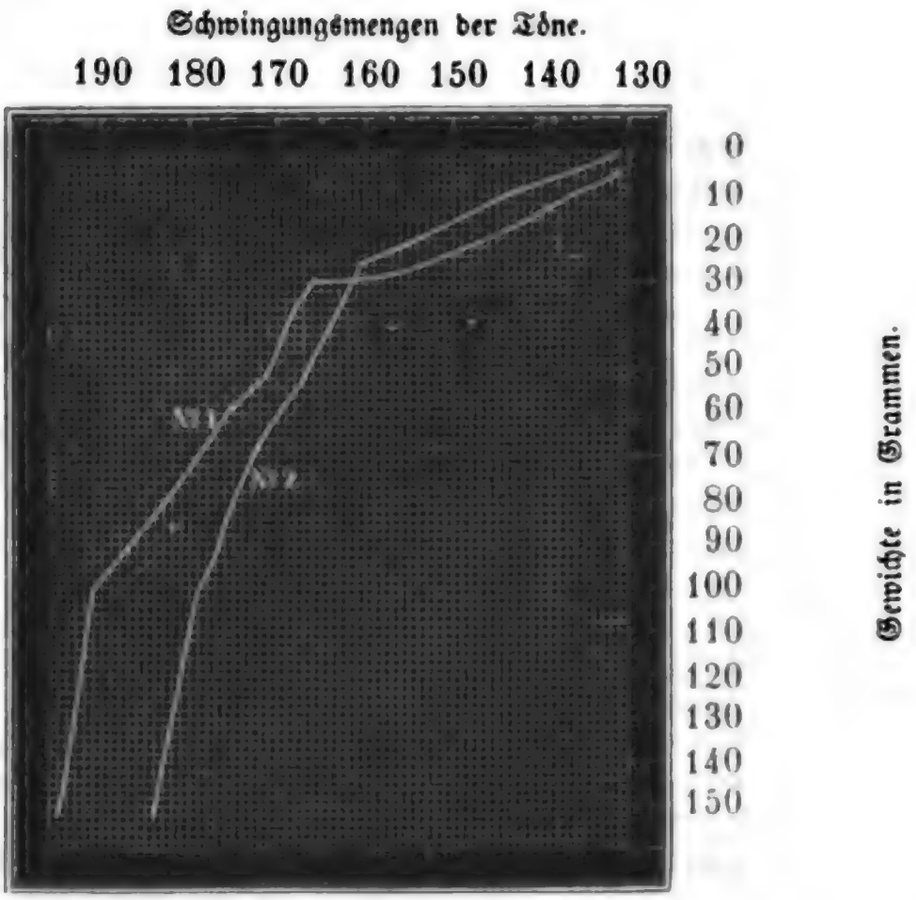
Das Erstere erklärt sich einfach aus der Differenz der Gewebselemente in Beziehung auf ihre Menge und Verknüpfung und die ihnen einzeln zukommenden physikalischen Eigenschaften, welche Alter und Geschlecht der Leichen, deren Stimmbänder untersucht werden, mit sich bringt.

Das Zweite hängt mit den früher dargelegten Differenzen des Elasticitätsmodulus bei den unterschiedlichen Dehnungsgraden zusammen, und ließ sich besonders deutlich dann nachweisen, wenn durch Zug rückwärts, wobei die Schnur der Gießbeckenhebel, in gleicher Direction mit den Stimmbändern wirkend, über eine Rolle lief und die Wagschale trug, bestätigen. Die eine Versuchsreihe I. (mit Curve 1 auf der nächsten Seite) ist an dem Kehlkopf eines 40 Jahre alten Mannes, die II. (Curve 2) an dem eines 30jährigen Selbstmörders angestellt.

I.		II.	
Gewicht.	Schwingungsmenge des Tones.	Gewicht.	Schwingungsmenge des Tones.
5	131,34	0	131,34
10	137,50	10	144,26
20	146,66	20	154,38
25	154,38	25	160
30	166,03	50	166,03
40	169,23	70	172,54
50	172,54	90	176,0
60	176,00	100	179,59
70	179,59	150	183,3
80	183,33		
100	191,30		
150	195,55		

Es ist eigenthümlich, daß man, wenn man die Gewichte im Sinne des Musculus cricothyreoideus wirken läßt, eine viel mehr stetig abfallende Curve bekommt, welche nur gegen ihr unteres Ende hin entsprechend den stärkeren und stärksten Belastungen stärker abfällt. Es läßt sich nur denken, daß durch die verwickelteren Verhältnisse der Gelenkverbindungen, am kleinen Schildknorpelhorn und den Gießbeckenknorpeln, und durch die in physikalischer Beziehung von einander differenten Bandapparate die Wirkung der Gewichte auf das Stimmband für sich geändert werde. Da Müller in letzterer Weise operirte, kann ich seine Versuche gleich hier erwähnen:

Digitized by



Es reichte dabei z. B. ½ Loth Gewichtszunahme bei einem männlichen Kehlkopf hin, von ais an je um einen halben Ton in der Scala vorzurücken bis $\bar{d}$; von da an mußte die Belastung mehr und mehr zunehmen, bis zuletzt $\bar{\bar{d}}$ in $\bar{\bar{dis}}$ nur durch 3 Lothe übergeführt werden konnte. 467,1 Gramme reichen hin, 2 Octaven an den natürlichen Stimmbändern zu erzeugen, eine Belastung, bei welcher nach unseren im I. Theil dargelegten Untersuchungen noch nicht das Maximum der Dehnung ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze erreicht worden; doch darf diese auf die Kräfte der Kehlkopfmuskeln übertragene Belastung nicht als der wahre Werth der auf das Band wirkenden Zugkraft betrachtet werden, vielmehr muß auch die Windstärke mit in Anschlag gebracht werden. Die höchsten Töne erfordern circa 10 Centimetern Wasserdruck entsprechende Windstärke, so daß also bei einer Länge von 1,8 Centimeter und 0,4 Centimeter Breite des Stimmbandes zur Erzeugung des höchsten Tones im Ganzen (cf. S. 596) eine Kraft von 934 + 7,2 Gramme zu rechnen ist. Dadurch werden beide Bänder um 30 Proc. ihrer ursprünglichen Länge ausgedehnt; 33 Proc. war aber die mögliche und noch zu gestattende Dehnung ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze, 29 Proc. die mittlere Verlängerung für die in dem Kehlkopfraum befindlichen Bänder in den früher (S. 575) mitgetheilten Versuchen. Dieser Umstand muß nothwendig zur Sicherung des Apparates vor allzugroßen Zumuthungen beitragen.

Versucht man von dem Punkt an, wo die Stimmbänder allein durch die elastischen Kräfte der Kehlkopfbänder gespannt sind, durch Abwärtsbewegen der Cartilago cricoidea (bei meiner Aufstellungsweise) oder durch Abwärtsbewegen und Vorwärtsschieben der Gießbeckenhebel eine allmälige Abspannung herbeizuführen, so läßt sich durch eine 7—10 Grammen entsprechende Belastung der Ton je um einen halben allmälig bis zur äußersten Grenze vertiefen; in Müller's Versuch bis zu II, während ich selbst noch auf diese

Digitized by Google

Weise das große E mit 169,2 Schwingungen erhalten konnte, jedoch nur bei warmem Wind, und als die Stimmbänder in Folge des Wasserdunstes gegen das Ende einer längeren Versuchsreihe sehr schlaff geworden waren. Die Temperatur des Athems und die Verringerung der Elasticität des Musculus thyreoarytaenoideus, welcher hiebei vorzüglich in Thätigkeit ist, muß beim Lebenden die Erzeugung dieser tiefsten Töne ebenfalls bis zu einem gewissen Grad sehr begünstigen.

c. Der Raum unter den Stimmbändern

ist einem plattgedrückten Trichter vergleichbar, innen aus Muskeln und elastischem Gewebe, außen aus Knorpelmasse gebildet. Dieser Raum kann durch Muskelkräfte verengert, nicht aber erweitert werden. Geschieht das Erstere, so wird, nach Müller[1]), der Ton erhöht. Rinne[2]) leugnet diese Wirkung des M. cricoarytaenoid. lateralis und thyreoarytaenoideus als eine solche, welche der eines durchbohrten Stopfens analog wäre, und bezieht die entgegenstimmenden Resultate Müller's auf eine durch den seitlichen Druck herbeigeführte Verkleinerung des Querschnittes der Stimmbänder.

Um hierüber zu entscheiden, habe ich an der gekrümmten Windröhre einen kleinen Aufsatz angewendet, welcher oben seitlich bis zu einer Spalte von $1^1/_2$ Millimeter Querdurchmesser zusammengedrückt ist und unter die Stimmbänder eingeschoben wird; wie weit dieser verengte Theil der Windröhre von denselben absteht, läßt sich von oben durch die geöffnete Stimmritze hindurch erkennen. Auch kann leicht dieses Endstück der Windröhre den Stimmbändern auf beliebige Entfernung genähert werden. Sind nun alle Knorpel zum Behuf einer feststehenden Spannung fixirt, so beobachtet man, wenn sich die verengte Stelle in der Ebene des unteren Ringknorpelrandes befindet, und von da ab 4 Millimeter aufwärts geschoben wird, daß sich z. B. ein tieferer Ton der Bruststimme entsprechend dieser Aufwärtsbewegung der verengten Mündung des Windrohres erhöht. So war z. B. der Stimmbandton bei der tieferen Stellung + C (133,3 Schwingungsmenge) bei der um 4 Millimeter höheren — Cis (139,5); in einem anderen Fall zuerst — Cis (137,5), und dann — D (144,2). Achtet man zugleich auf den Manometerstand, so zeigt sich, daß durch die Verengerung die Summe der Widerstände bis zu einem Steigen der Wassersäule um 175 Proc. dabei vermehrt wurde. Da nun bei conisch convergenten Düsen, wie eine solche hier angewendet wurde, das effective Ausflußquantum beträchtlich vermehrt wird[3]), so mußte die Windverstärkung unter den Stimmbändern den Ton erhöhen, und um so mehr, je näher die verengte Stelle den Stimmbändern lag. Diese Windverstärkung ist aber gleichwohl nicht das nächste Moment für die Tonveränderung; denn durch Entlastung des Gebläses bis zu einem gewissen Grad hätte sich die Windstärke bis zu dem Punkt hin abschwächen lassen können, auf welchem sie vor dem Aufsetzen der Düse stand. Sobald man dies aber versuchte, verstummte der Ton ganz.

Jene Manometerstände entsprechen nämlich den Minimalwerthen der Windstärke, bei welcher jene Töne eben noch ansprachen. Daraus folgt, daß die Ansprache der Bänder im einen Fall leichter als im anderen ist, und

---

[1]) Physiol. Bd. II S. 196. 197.
[2]) A. a. O. S. 49.
[3]) Weisbach a. a. O. I. S. 588.

Digitized by Google

hier wie immer ceteris paribus der leichteren Ansprache der tiefere Ton entspricht. Hieraus folgt aber ferner, daß, je weiter die Grenzen verschiedener Windstärken auseinander liegen, innerhalb welcher ein bestimmter Ton anspricht, die Wirkung der verengten Stelle unter den Stimmbändern immer kleiner werden müsse, und endlich sogar auf Null herabsinken könne, daß somit die ganze Summe der Bedingungen, welche auf die Ansprache überhaupt influirt, zugleich bestimmt, ob eine derartige Verengerung des Windrohres unter den Stimmbändern einen gewissen Ton verändert oder nicht. —

c. Der Raum über den Stimmbändern

ist durch die Anlage der Morgagni'schen Ventrikel möglichst frei für die Stimmbandschwingungen gemacht; bei einzelnen Thieren, wie z. B. den Wiederkäuern, auch nicht in gewisser Entfernung, wie bei dem Menschen, durch die oberen Stimmbänder überdacht, und kann bei diesen bloß durch Ueberneigen des Kehldeckels verkleinert werden.

Wo nun aber obere Stimmbänder vorkommen, entsteht bei der Gewißheit, daß diese zur Erzeugung der Töne nicht wesentlich beitragen, die Frage, ob sie und die an den Wandungen der Morgagni'schen Ventrikel heraufsteigenden Muskelfasern den Ton der unteren Stimmbänder verändern können. Daß sie bei der Vibration dieser lebhaft mitschwingen, sieht man theils ohne weitere Hülfsmittel, theils an den stehenden Wellen in der auf ihrer Oberfläche ausgebreiteten Wasserschicht. Eine Accommodation ihrer Schwingungen mit denen der unteren Bänder in soweit, daß diese zusammen erst einen Ton von bestimmter Höhe erzeugten, ist deswegen ganz unwahrscheinlich, weil eine Berührung derselben mit einer Nadel ganz erfolglos bleibt.

Daß der Raum unmittelbar über den Stimmbändern durch die Contraction der oben (S. 600) besprochenen Muskeln eingeengt werden könne, erleidet keinen Zweifel. Ob diese Verengerung gleich einem durchbohrten Stopfen am Anfangstheil eines Ansatzrohres wirke, wird von Rinne bezweifelt. Von ihm und von J. Müller sind keine directen Versuche darüber angestellt worden, weil sie die Experimente hierüber für unmöglich hielten; dies sind sie auch am unversehrten Kehlkopf. Ich schneide deshalb alle Theile über den unteren Stimmbändern in der Höhe der oberen horizontal ab, setze eine Kappe von gewalztem Zinnblech auf den durchschnittenen Kehlkopf, an dessen Außenfläche sich das biegsame Metall sehr leicht andrücken läßt. An der Hinterfläche des Kehlkopfes muß eine Lücke für die Cartil. arytaenoideae gelassen sein. Sind diese fixirt, so wird hier weiche Guttaperchamasse angedrückt, und darauf der in dem Deckel der Kappe gelassene Spalt mittelst einer Zange nach Belieben erweitert oder verengt. So lange der Spalt schmäler ist, als die Stimmritze während des Tönens der Bänder sein würde, bleibt der Ton ganz aus, wird er weiter, ist das Tönen möglich, und es nehmen hiebei die Töne etwas an Höhe zu, wenn die Spalte bei tiefer Tonlage auch noch bis 2 Millimeter Durchmesser erweitert ist. Es ging z. B. der Ton — Cis (136,9) in + Cis (144,2 Schwingungsmenge) über. Je höher der Ton ist, um so enger muß der Spalt in der Kappe sein, wenn er noch eine bemerkbare Tonerhöhung herbeiführen soll.

Herabneigen des Kehldeckels vertieft sehr wenig und dämpft den Ton, welcher sich aber, wenn der Kehldeckel auch gar nicht weiter fixirt wird, um eine Quinte und mehr durch Verstärkung des Gebläses emportreiben läßt (J. Müller).

Digitized by Google

Eben so wenig hat das Mund- und Nasenrohr, nach übereinstimmenden Resultaten aller Experimentatoren, einen Einfluß auf die Tonhöhe.

η. Die Dimensionen der Stimmbänder

sind, wenn auch der Wechsel der Töne am wesentlichsten von der Größe der Spannung abhängig gedacht werden muß, insofern wichtig, als von ihnen zunächst der Umfang dieses möglichen Wechsels abhängt. Sie bestimmen also die individuelle mittlere Tonlage, und vor Allem ist es die Längendimension, welche hiebei maßgebend ist. Stelle ich meine und J. Müller's Messungen zusammen, so erhalten wir für die verschiedenen Alter und Geschlechter folgende Uebersicht:

Stimmbandlänge im Ruhezustand vor der Pubertätsentwickelung.		Nach der Pubertätsentwickelung.		Im höheren Alter.	
Mädchen (9 Jahre).	Knaben (von 14 und 15 Jahren).	Weiber.	Männer.	Weiber.	Männer.
9,5	10—10,5 10,25 Mittel.	12—14,9 13,45 Mittel.	14—21 17,5 Mittel.	14,7	15—22,1 18,55 Mittel.

Diese Längen können durch Muskelkräfte verringert und vergrößert werden; jedoch sind die Grenzen, bis zu welchen dies möglich ist, von dem mechanischen Effect dieser Muskeln (cf. oben) und von den bestimmten Dehnungsgraden entsprechenden Elasticitätsmaßen abhängig, woher es kommt, daß die extremen Grade der Längendimensionen nicht vollständig durch die Größen der spannenden Kräfte dahin compensirt werden können, daß jene als vollkommen irrelevant erschienen, wenn auch immerhin der Mann mit der Fistelstimme und stärkster Stimmbandspannung der Tonhöhe der weiblichen Bruststimme sehr nahe rücken, und das Weib durch beträchtliche Abspannung ihrer Stimmbänder den tieferen Brusttönen des Mannes sich nähern kann.

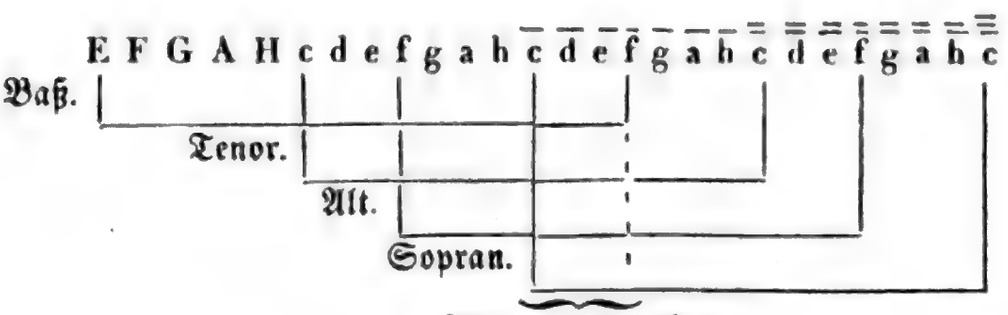
Ebenso läßt sich durch Muskelkräfte wohl der Querschnitt des ganzen Bandes verkleinern, nicht aber der des Stimmbandrandes, soweit derselbe frei von Muskulatur ist; jenes ist möglich durch die Thätigkeit des Crico-arytaenoideus lateralis. Contraction des Thyreoarytaenoideus wird aber, wenn er allein wirkt, eine Vergrößerung des Querschnittes herbeiführen, wie aus der Betrachtung des Stimmbanddurchschnittes von selbst einleuchtet. Im ersten Fall steigt, im zweiten sinkt der Ton, und muß im letzteren Fall nun mehr sinken, als die Vergrößerung des Querschnittes allein erwarten ließe, weil der Elasticitätsmodulus des contrahirten Muskels geringer ist als der des unthätigen.

Die Dimension der Dicke ist variabel, und zwar sowohl an dem Stimmbandkörper, und an ihm am meisten, als auch an dem Stimmbandrand.

Dort influirt der Wechsel des Querschnittes der Muskeln bei ihren verschiedenen Contractionsgraden, hier der Wechsel der spannenden Kräfte, welche durch Dehnung den Querschnitt des Randes entsprechend verkleinern können, während er sich vergrößert, wenn Nachlaß der Spannung den elastischen Kräften des Bandrandes freien Spielraum läßt.

Alle drei Dimensionen sind bei den Kindern kleiner als bei den Erwachsenen, bei den Frauen kleiner als bei den Männern, und können in ihrem Einfluß auf die individuelle Tonlage nur so weit durch die spannenden und abspannenden Muskelkräfte compensirt werden, daß sich die vier verschiedenen Stimmlagen: Sopran, Alt, Tenor und Baß innerhalb des Intervalles von $\overline{c}$ zu $\overline{f}$ berühren.

Der mittlere Umfang der verschiedenen Stimmen ist nämlich[1]) wenn unter C der Ton der gedeckten vierfüßigen Orgelpfeife verstanden wird:



Töne, welche allen vier Stimmen angehören.

Dieser hiemit zugleich bezeichnete Tonumfang der menschlichen Stimme kann in einzelnen Fällen beträchtlich überschritten werden. Der Stimmumfang der Catalani war z. B. 3½ Octaven. Sessi sang von c bis $\overline{\overline{\overline{1}}}$, Fischer bis zu $\underline{F}$[2]).

Bei dem gewöhnlichen ruhigen Sprechen bleiben die Töne fast ganz gleich, wechseln bei dem pathetischen und affectvollen Sprechen innerhalb eines kleinen Intervalles, welches nahe der Mitte ihrer Stimmlage sich befindet, nämlich zwischen den mittleren und tiefsten Tönen der Bruststimme.

Jeder singende Vortrag der Rede ist daher als gezwungen für unser Ohr auch unangenehm.

Hier ist noch ein Capitel, nämlich über

die Mundtöne

einzuschalten, bei denen die Stimmritze nur die passive Einströmungsöffnung der Luft in den Mundcanal abgiebt, 1) um gewisse Membranen hinter den Stimmbändern in tönende Schwingungen versetzen zu können, oder 2) durch den Widerstand an der Ausströmungsöffnung (den Lippen) eine Reibung der

---

[1]) Müller's Physiologie Bd. II. S. 212.
[2]) Muncke in Gehler's physikal. Wörterbuch VIII. S. 386.

Digitized by Google

Luft zu veranlaſſen, in Folge deren die ganze Luftſäule der Mundhöhle in ſtehende, tönende Schwingung geräth.

Gaumenſegel und Lippe geben Veranlaſſung zu Tönen, wenn der Windſtrom an ihnen vorbeigetrieben wird, und dieſer ſie in Schwingungen verſetzt. Ihre Höhe iſt verſchieden, je nach der Tenſion dieſer Membranen und der Windſtärke. Vibrationen des Gaumenſegels erzeugen die Töne des Schnarchens und Räuſperns, Vibrationen der Lippen trompetentonähnliche, welche aber alle der muſikaliſchen Klangreinheit in ziemlich hohem Grad entbehren. Die zweite Art der Mundtöne entſteht bei dem Pfeifen auf den Lippen. Dieſe können durch eine mit centralem Loch verſehene Korkſcheibe erſetzt werden zum Beweis, daß es nicht Vibrationen der Lippenränder ſind, welche hiebei primär den Ton beſtimmen [1]), daß vielmehr die an den Rändern der Oeffnung vorbeiſtreichende Luft Urſache der Töne iſt. Räthſelhaft bleibt, wie der continuirliche Luftſtrom durch Reibung an den Rändern Veranlaſſung zu Tönen geben kann, welche regelmäßige Intermiſſionen der Impulſe vorausſetzen. Hiervon abgeſehen, iſt die Theorie dieſer Mundtöne klar. Sie entſtehen wie die Töne einer Labialpfeife, auf deren Mundſtück, nach Savart, auch Töne hervorgebracht werden können, welche die Luftſäule der Pfeife in Bewegung verſetzen. Dieſe Schwingungen der Luftſäule wirken aber ſelbſt wieder verändernd und tonbeſtimmend auf die Schwingungen des Mundſtückes. Ebenſo entſteht beim Pfeifen auf den Lippen zuerſt eine beſtimmte Schwingung der Luft an den Lippenrändern, welche aber je nach der willkürlich veränderbaren Größe des Mundraumes, d. h. der von ihm eingeſchloſſenen Luftſäule ſelbſt, wieder in ihrem Rhythmus geändert werden, um einen Ton von beſtimmter Höhe zu erzeugen.

Auf die Tonhöhe wirkt bei gleicher Lippenöffnung und Lage der Zunge die Intenſität des Windes; bei gleichbleibendem Wind 1) die Größe der Lippenöffnung, welche im umgekehrten Verhältniß zur Höhe des Tones ſteht, 2) die durch die Bewegungen der Zunge veränderbare Länge und Weite des Mundcanales, wobei die Höhe des Tones im umgekehrten Verhältniß zu den Dimenſionen dieſes Canales ſteht.

2. Die Klänge.

A. Allgemeines.

Die Klänge der durch Spannung erſt tönend werdenden Membranen haben untereinander die größte Aehnlichkeit. Es wird kaum möglich ſein, durch das Gehör zu unterſcheiden, ob man ein über einen Rahmen geſpanntes Kautſchukblatt, oder eine Arterienhaut, oder ein auf demſelben Rahmen befeſtigtes Stimmband hat tönen laſſen, während ſich ihre Klänge von denen der Metallzungen ſehr weſentlich unterſcheiden. Da nun die Klänge der Inſtrumente, in welchen man membranöſe Zungen als Tonerreger benutzt, untereinander ſehr große Verſchiedenheiten zeigen können, während die Zungen an ſich dieſes nicht thun, ſo wird mit Recht gefolgert werden, daß der Klang

[1]) Cagniard la Tour in Magendie J. de physiol. X.

derselben wesentlich ihre Umgebung bestimmt; allein alle in ihr gelegenen Bedingungen zur Erzeugung eines bestimmten Timbre aufzufinden, dazu haben wir so gut wie gar keine physikalische Methode, wie man sich denn auch aus den verschiedenen Werken über Akustik leicht überzeugen kann, daß unter dem Titel »Klang« viel mehr von Vermuthungen als von Thatsachen die Rede ist. Konnte es also hiernach auch nicht meine Absicht sein, in einer verhältnißmäßig so kurzen Zeit, welche ich bis jetzt auf diese Studien specieller verwenden konnte, über diesen schwierigsten Punkt genügende Aufschlüsse zu verschaffen, so darf ich auch nicht verschweigen, was mir in dieser Beziehung während vorliegender Untersuchung aufgefallen ist.

Bei jeder Resonanz wird vorausgesetzt, daß der schwingende Körper in dem resonirenden eine genaue Wiederholung seiner eigenen Schwingungen hervorrufe, wie aus dem 4. Satz des §. 292 in Weber's Wellentheorie deutlich hervorgeht, wo es heißt: »es müsse der resonirende Körper, wenn er tönen soll, so regelmäßige Stöße bekommen, daß diese Stöße selbst schon einen Ton bilden; d. h. ein resonirender Körper kann nur den Ton wiederholen, den der tönende Körper hervorbringt, der ihm Schwingungen mittheilt.« Ein resonirender Körper kann ferner, wenn er klein und regelmäßig genug ist, um stehende Schallwellen möglich zu machen, den Ton verstärken, aber durch seine Dimensionen und Elasticität die Höhe des Tones nicht ändern (Rinne) [1]). Der selbsttönende Körper bestimmt durch seine Zustände wenigstens in demselben schallleitenden Medium allein seine Tonhöhe; und zwei selbsttönende Körper, mit einander verbunden, können sich entweder mit ihren Schwingungen gegenseitig accommodiren, oder ihre Eigentöne trotz ihrer Verbindung behaupten.

Wir haben diese Sätze hier vorangestellt, weil unter die Kategorien der Klänge im Allgemeinen auch die Intensitätsgrade eines bestimmten Tones gerechnet werden dürfen, in soweit diese nicht durch die Größe der Excursion und die Masse der schwingenden Theile des tönenden Körpers an sich bestimmt werden.

Die Umgebung einer tönenden Zunge wird aus der Luft gebildet, in welcher sie schwingt, und die festen Theile, auf welchen sie aufgespannt, und mit welchen sie an mehr oder weniger Punkten in directer Berührung steht. Die in der Gegend der Zunge begrenzte Luft kann eben so gut den Ton der Zunge resoniren, als die festen Theile, welchen sich von den nicht freien Rändern der Zunge aus die Vibrationen mit Leichtigkeit mittheilen.

So wenig die innere Beschaffenheit (Elasticität ꝛc.) des resonirenden festen Körpers an der Tonhöhe des selbsttönenden Körpers etwas ändern kann, so wichtig ist dieselbe in Beziehung auf die Güte der Resonanz. Am besten resonirt bekanntlich derjenige Stoff, welcher vermöge seiner inneren Zustände am leichtesten die Schwingungen des tönenden Körpers aufnimmt, und welcher durch seine Form und Umgebung an den Schwingungen, in welche er während der Dauer des primären Tones versetzt wird, so wenig als möglich gehindert und im Stande ist, durch Reflexion der Wellen an seiner Begrenzung in stehende Schwingungen zu gerathen. Die Bedingungen dieser Güte der Resonanz können wir an einem derartigen festen Körper sehr einfach theilweise oder ganz dadurch aufheben, daß wir ihn an diesen Schwingungen durch Berühren hindern. Wir können also den Ton schwächen, in-

[1]) A. a. O. S. 40.

Digitized by Google

dem wir seine resonirende feste Umgebung dämpfen, und dürfen, wo dieses nicht gelingt, rückwärts schließen, daß diese Umgebung zu einer directen Verstärkung des Tones nichts beigetragen habe.

Resonirende Flächen zeigen eine regelmäßige Anordnung ruhender und bewegter Theile, welche sichtbar wird, wenn wir Sand oder besser Wasser in einer dünnen Schicht auf ihre Oberfläche bringen. Im ersten Fall erhalten wir die von Weber genau studirten Klangfiguren resonirender Flächen mit ihren charakteristischen Unterschieden von den Klangfiguren selbsttönender Körper; im letzteren Fall ein System sehr regelmäßiger stehender Wasserwellen, welche durch ihre Höhe an gewissen Punkten die Schwingungsmaxima sehr deutlich erkennen lassen.

Dies ist das zweite Mittel, zu erfahren, in wie weit ein in der Umgebung der Zunge befindlicher fester Körper an den Schwingungen der Zunge participire.

Sieht man nun solche stehende Wasserwellen, so bleibt anfänglich noch unentschieden, ob der Körper, auf welchem man sie wahrnimmt, den Eindruck des Tones, welchen gleichzeitig das Gehör empfängt, mitbestimme oder nicht. Offenbar wird, wenn das Erstere der Fall ist, eine Veränderung an diesen stehenden Wellen auch den Ton ändern; wenn das Letztere der Fall ist, den Ton unverändert lassen. Berührung eines solchen Körpers an einem Punkt zwingt ihn zu solcher Veränderung, und mit diesem Mittel läßt sich entscheiden, ob seine Schwingungen auf die Tonhöhe influiren oder nicht.

Unzweifelhaft ist, daß derlei Schwingungen in gewissen Fällen, wenn auch nicht auf die Tonhöhe, doch auf den Klang influiren, und daß dann also der Klang theilweise wenigstens sich ändern müsse, wenn man diese Schwingungen ändert oder aufhebt.

Beobachtet man endlich solche stehende Wasserwellen, und kann man diese durch beschränktere oder ausgedehntere Berührung des Körpers, auf welchem sie entstehen, in ihrem Modus verändern oder ganz aufheben, ohne dadurch an Klang und Höhe eines gleichzeitig gehörten Tones etwas zu ändern, so wird man schließen dürfen, daß dieser Körper entweder gar keinen oder einen verschwindend kleinen Einfluß auf Ton und Klangentstehung habe und nur im Verein mit vielen oder mehreren anderen ähnlichen Körpern die Intensität des Tones steigern könne.

In Betreff dieser Intensität entsteht noch eine Frage, ob nämlich die ganze Summe der Theile, welche mit dem tönenden Körper in Vibration gerathen, genau dieselbe Schwingungsmenge zeigen müsse, wie dieser selbst, oder ob nicht gleichzeitige Schwingungen, auch wenn sie an sich gar nie den Eindruck eines Tones zu machen im Stande wären, nicht dennoch die Intensität des Gehöreindruckes, welchen ein mit ihnen auftretender und sie hervorrufender Ton macht, steigern könnten. Auf diese Frage wurde ich durch eine Notiz in den Compt. rend.[1]), welche Baudrimont mittheilt, geführt, und welcher ich einzelne andere theilweise schon bekannte Beobachtungen anreihen zu dürfen glaube. Jene angeführte Notiz bezieht sich darauf, daß man neben einem Eisengitter, wie solche als Einfassung von Gebäuden dienen, eine Peitsche nicht zum Knallen bringen kann, sondern nur ein eigenthümliches Zischen statt dessen vernimmt. Schon das nur die Höhe einer Brustlehne erreichende Gitter am Pont des Saints-Pères in Paris ist im Stande, dies

[1]) Tom. XXXIII. pag. 428. Poggendorff's Annalen 1851. S. 519 ff.

Digitized by Google

Phänomen zu erzeugen. Daß das Ziſchen Folge einer Reihe von Reflexionen an den Gitterſtäben iſt, begreift ſich leicht; das Merkwürdige an dem Phänomen iſt vielmehr, daß dadurch der Schall an dem Ort ſeines Entſtehens vernichtet wird. Baudrimont zieht im Allgemeinen hieraus den Schluß, daß ein Schall von hinreichender Stärke nicht nur von den direct vom tönenden Körper zum Ohr fortſchreitenden Wellen gebildet werde, ſondern von dem ganzen in Schwingungen verſetzten Luftkreis und von einer Reihe von Reflexionen und Verſtärkungen, welche ihn um ſo ſtärker und anhaltender erſcheinen laſſen, als die in Schwingung verſetzten Luftmaſſen größer ſind.

Bei dieſer Erfahrung könnte die Beobachtung, welche man an Schwerhörigen hie und da gemacht hat, daß ſie leiſere Töne nur dann vernehmen, wenn neben dieſen ſehr heftige Erſchütterungen in der Atmoſphäre, z. B. Trommelwirbel, hervorgerufen werden, aus dem Gebiet der ſubjectiven Thätigkeit des Nervs, in welchem ſie bisher ihre Erklärung gefunden hatten, in das der Erfüllung gewiſſer phyſikaliſchen Bedingungen hinüberrücken, welche bei einem empfindlicheren Gehörorgan in geringerem Grade vorhanden ſchon zu demſelben Ziel führen.

Es wird nicht zu leugnen ſein, daß andere als die den Tönen eigenthümlichen, regelmäßig periodiſch wiederkehrenden Erſchütterungen der Atmoſphäre auf unſeren Gehörnerv wirken. Denn eine Vorkehrung, ſie abzuhalten, findet ſich nicht im Ohr; und wenn wir ſie nicht als Ton empfinden können, wird es ihnen doch nicht unmöglich ſein, den Acusticus überhaupt zu erregen; die Größe dieſer Erregung bedingt aber den ſubjectiven Maaßſtab der Intenſität eines Eindruckes überhaupt.

Einen weiteren Einfluß der nicht von dem tönenden Körper ſelbſt hervorgerufenen Zuſtände des Mediums, in welchem wir hören, auf den Gehöreindruck kennen wir in der häufig gemachten Wahrnehmung, daß bei einer Windſtrömung in der Direction von der Schallquelle zu unſerem Ohr der Ton deutlicher vernommen wird, als bei völliger Windſtille. Doppler[1]) erklärt dieſes dahin, »daß zu den Impulſen, erzeugt durch die Tonquelle, noch jenes Moment hinzuträte, welches in der Bewegung des Fortpflanzungsmittels ſeinen Grund habe.«

Es fehlt alſo nicht an Belegen dafür, daß die Geſammtzuſtände des Mediums, in welchem wir hören, weſentlich mit auf die Wahrnehmung eines Tones influiren können, ſelbſt dann, wenn dieſe ſehr verſchieden von denjenigen Zuſtänden ſind, in welche zunächſt dieſes Medium durch die Schwingung des tönenden Körpers verſetzt wird. Wie groß nun aber dieſer Spielraum der Differenzen ſelbſt ſein dürfe, um den Geſammteindruck nicht in eine Summe von Einzeleindrücken zerfallen zu laſſen, wie bei dem gleichzeitigen Hören mehrerer Töne, innerhalb welcher Grenzen ferner die Combination verſchiedener Zuſtände den Ton mit einer beſtimmten Klangfärbung oder Intenſität wahrnehmen laſſe, kann vorläufig noch gar nicht ermittelt werden, nur daran möge erinnert werden, daß die Uebergänge außerordentlich fein ſind, wie man bei allmäliger Steigerung der Intenſität eines Tones beobachten kann, welcher dabei faſt immer, bald mehr, bald weniger zugleich auch das Timbre ändert.

---

[1]) Poggendorff's Annalen 1851. S. 264.

Digitized by Google

B. Die Klänge der Zungen

an sich sind bei membranöser Beschaffenheit derselben hauptsächlich variabel durch ihr Verhältniß zum Gegenlager (bei einlippigen), oder zu einander (bei zweilippigen), ähnlich wie bei den metallischen die Klänge der aufschlagenden und durchschlagenden Zungen verschieden sind. Es ist unvermeidlich, daß neben den Tönen der Zunge gewisse periodisch wiederkehrende Geräusche entstehen, wenn die Membran bei ihrem Rückschwung auf den Rand des Gegenlagers oder der gegenüber liegenden Zunge aufschlägt, um so mehr als die Beobachtung mit der stroboskopischen Scheibe ergiebt, daß das Maximum des Rückschwunges nicht genau in derselben Periode erfolgt, wie der Rückschwung überhaupt, wodurch also die Periode des die Geräusche erzeugenden Vorganges, wahrscheinlich wegen geringer Schwankungen der Windstärke, eine gewisse Unregelmäßigkeit erlangt, in Folge dessen die Summe der Geräusche nicht wie beim Savart'schen Rad in der Form eines unterscheidbaren Tones, sondern nur einer gewissen Klangfärbung des Tones auftritt. Der Windstrom und die schwingende Membran verhalten sich hiebei genau so wie der streichende Bogen zur schwingenden Violinsaite. Dieser tönt nicht selbst, sondern ist in einer zitternden gleichsam hüpfenden Bewegung, aber seine Erzitterungen erfolgen nicht so schnell und regelmäßig, daß sie einen Ton bildeten [1]); gleichwohl weiß Jeder, wie wichtig die Bogenführung für die Modulation der Klänge der Saite ist, zum Beweis, daß durch ihn gewisse eben den Klang bestimmende Modificationen der Schwingung herbeigeführt werden, welche den Ton nicht in seinem musikalischen Werth verändern.

Der Klang der Zungen wird um so reiner, je freier sie schwingen, und wenn J. Müller behauptet, daß auch bei sich berührenden Zungen, oder wenn der Rand der einen Zunge über dem Rand des Gegenlagers sich befindet, vollkommen reine und klare Töne entstehen, so kann dies, so weit meine vielfach hierüber angestellten Versuche lehren, nur für die Fälle gelten, in welchen die Windstärke einen vollkommenen bis zur gegenseitigen periodisch wiederkehrenden Berührung führenden Rückschwung nicht erlaubt. Ebenso sind die Klänge der natürlichen Stimmbänder um so reiner, je weniger sie sich bei ihren Schwingungen berühren. Am meisten geschieht das Gegentheil bei den eigentlichen Contratönen, die deshalb auch immer etwas Rauhes oder Rasselndes haben.

Eine weitere Variation der Klänge ist abhängig vom Verhältniß der Windstärke zur Spannung. Aus unseren Versuchen und sonst schon [2]) ist bekannt, daß jeder Ton einer Zunge auf zweierlei, oder vielmehr, nach den oben (S. 626 ff.) mitgetheilten Beobachtungen, auf dreierlei Weise hervorgebracht werden kann. Einmal nämlich durch eine gewisse Spannung und geringste Windstärke, zweitens durch geringere Spannung und größere Windstärke, drittens durch die Veränderung der Windrichtung bei einer innerhalb gewisser Grenzen beliebigen Spannung und Windstärke. Der Klang ist im ersten Fall voller und reiner, im zweiten um so kreischender, je mehr der Ton bei niedriger Spannung durch vermehrte Windstärke erzwungen ist, im dritten

[1]) Weber's Wellenlehre S. 538.
[2]) Müller's Physiologie Bd. II. S. 201.

Digitized by Google

Fall um so sonorer und reiner, je geringere Windstärke die Windrichtung zur Ansprache des geforderten Tones verlangt. Im Allgemeinen also darf man sagen: diejenigen Töne sind am reinsten, welche zu ihrer Ansprache die geringste Windstärke verlangen, und zwar aus dem Grund, weil die Folgen ungleicher Elasticität in den einzelnen Portionen der Zunge und die Schwankungen der Windstärke in diesen Fällen die geringsten Effecte, somit also auch die wenigst bemerkbaren Beimischungen anderer, den eigentlichen Ton nicht bestimmender Schwingungen mit sich bringen.

Es kann nicht überraschen, wenn sich diese Verhältnisse an den natürlichen Stimmbändern auffallender geltend machen als an den Kautschukzungen. Denn um nur Eines hervorzuheben, jede Discontinuität der Windstärke muß viel größere Schwankungen in dem Gang der Schwingungen dort hervorbringen als hier, weil mit diesen Schwankungen zugleich auch die Dehnungsgrade der Stimmbänder, deren Elasticitätsmodulus so beträchtlich schwankt, variirt werden, was zu vermeiden bei starkem Wind viel schwieriger ist als bei schwachem.

Der Klang ist drittens abhängig von den Mitschwingungen der umgebenden festen Theile.

Unter diesen kommt wieder zunächst das Gegenlager oder das zweite Stimmband in Betracht. Daß auf dem festen Gegenlager ebenfalls stehende Wasserwellen bei dem Tönen der einlippigen Kautschukzungen vorkommen, davon habe ich mich häufig überzeugt. Ihr Entstehen ist jedoch nicht von den Schwingungen des Gegenlagers selbst abhängig, sondern, wie es scheint, allein von der periodischen aus der Stimmritze hervorgestoßenen Luft.

Ich finde sie nämlich auf der Zinnplatte meines oben beschriebenen Apparates nur dann, wenn sich diese in oder unter der Ebene der Unterfläche der Zunge befindet, nicht aber wenn sie über die Ebene der Zungenoberfläche erhoben wird. Berührung der Platte mit einem dämpfenden Körper verändert weder den Ton noch den Klang. Dieser Versuch lehrt deutlich, daß man bei der Beobachtung stehender Wasserwellen auf Theilen, welche sich in der Nähe eines eine Membran in Schwingungen versetzenden Windstromes befinden, mit der Schlußfolgerung auf entsprechende stehende Schwingungen des Körpers, auf welchem die Wasserschicht ausgebreitet ist, vorsichtig sein müsse.

Sind zwei Zungen nebeneinander und zwar gleich gespannt, so ist der Ton wegen Vermehrung der Summe gleichschwingender Theile stärker und zugleich sonorer, weil jedes an dem Rand eines festen Gegenlagers so leicht entstehende schwächere oder stärkere zischende Geräusch gänzlich vermieden wird. Sind die Zungen ungleich gespannt und tönt nur das eine Band, so ist der Ton ebenso rein, als wenn eine gegenseitige Accommodation der Schwingungen zweier gleichzeitig tönend schwingender Zungen stattfindet.

Stehen zwei Zungen gegeneinander geneigt, so hat man keinen Grund, zu fürchten, daß die auf der einen oder der anderen auftretenden Wasserwellen von den Stößen der Luft an sich herrühren, sondern wird sie immer von den Schwingungen der Membran selbst ableiten müssen. Dabei findet sich, daß Fälle vorkommen, in welchen die Berührung einer solchen Membran an dem Ton nichts ändert, obwohl die stehenden Wellen deutlich auf ihr wahrgenommen werden; der Klang aber ändert sich etwas, scheint somit hiervon den mit den Schwingungen der eigentlich tönenden Zunge nicht isochronen Schwingungen der zweiten Zunge wesentlich abzuhängen.

Auch bei den natürlichen Stimmbändern zeigt sich Aehnliches. Man

Digitized by Google

sieht stehende Wasserwellen fast immer, jedoch in verschiedenem Maaße, deutlich auf beiden Bändern, wenn auch nachweisbar nur das eine tönt. Berührung des anderen verändert manchmal nur den Klang etwas, häufig auch dies nicht; nur muß die Berührung mit einer Nadel so zart sein, daß sie die Stimmbandränder in der ursprünglichen Ebene läßt. Hier aber kann schon die Windströmung an der Erzeugung dieser Wellen mit oder allein Schuld sein, wenn nämlich das Band sehr gespannt und nicht über der Ebene des anderen gelegen ist. Sind es aber wirkliche Schwingungen des Bandes, welche die stehenden Wasserwellen erzeugen, so beweist der Umstand, daß, wenn beliebig ihre Schwingungsmaximen durch die Berührung mit einer Nadel verrückt werden können, ohne an Ton und Klang etwas zu ändern, hiebei in ihrer Form zunächst gleichgültige und nur auf die Intensität des Gesammteindruckes influirende Schwingungen vorliegen, wie wir oben vermuthungsweise aussprachen.

Von größter Wichtigkeit ist die Umgebung der Zungen für die Klänge. Es braucht nicht erst auf die Differenzen des Klanges verschiedener Blasinstrumente je nach dem Material, aus welchem sie verfertigt sind, je nach ihrer Form ꝛc. hingewiesen zu werden. Ich habe, um hierüber an dem Material der in unserem Fall in Betracht kommenden organischen Gewebe zu experimentiren, folgenden Weg eingeschlagen.

Auf dem Windkasten meines Gebläses war eine 21 Centimeter lange Luftröhre vom Kalb, an einer 1″ langen hölzernen Röhre befestigt, aufgesteckt. In das obere Ende wurde eine meiner kurzen cubischen Holzpfeifen aufgebunden, welche zur Hälfte mit einem festen Gegenlager, zur Hälfte mit einer Zunge aus vulkanisirtem Kautschuk gedeckt war. Die Spannung der Zunge wurde zweimal verändert; die Luftröhre abwechselnd möglichst erschlafft und darauf möglichst gedehnt, hiebei betrug die Differenz dieser Längen 8 Centimeter. An den Windkasten war eine 2,5 Meter lange Stange von Holz angeschraubt, deren Ende mit den Zähnen gefaßt werden konnte.

I. Fall. Der Ton der Zunge war bei erschlaffter und möglichst verkürzter Luftröhre + $\overline{g}$, und war, wenn er durch die Luft gehört wurde, weniger stark und hell, als wenn die Luftröhre aufs Stärkste gedehnt wurde. Hiebei stieg er etwas, nahm aber auffallend an Stärke und Helligkeit zu. Hörte man nun bei fest verstopften Ohren durch den zwischen den Zähnen festgehaltenen Stab, so war das Verhältniß gerade umgekehrt: bei der größten Dehnung der Luftröhre wurde der Ton fast verschwindend schwach, bei möglichster Abspannung dagegen stark und hell.

II. Fall. Der Ton der Zunge war + g bei der geringsten Länge der Luftröhre. Bei größter Dehnung derselben stieg der Ton um eine kleine Secunde, ward aber zugleich dumpfer und schwächer, wenn man als schalleitendes Medium die Luft benutzte. Leitete man den Schall direct vom Windkasten zu den festen Theilen des Kopfes ohne Vermittelung der Luft, so blieb der Erfolg derselbe. Als ich mit längerer Membran und noch größerer Abspannung den Ton F hervorbrachte, hatte dieser durch den Stab gehört genau den Klang eines mit Metallsaiten bespannten Instrumentes, und zwar am auffallendsten bei der stärkeren Dehnung der Luftröhre. —

Folgende Schlußfolgerungen scheinen dadurch gerechtfertigt:

Durch stärkere Spannung des elastischen Gewebes der Luftröhre wird dieses geschickter, die Schallwellen der von ihr eingeschlossenen Luft zu reflectiren, und somit der Luft unmittelbar einen verstärkten Schall zu übergeben. Bei

Digitized by Google

geringeren Graden der Spannung erzittern selbst fühlbar die Wandungen der Luftröhre, und den damit weiter in Verbindung stehenden festen Theilen werden diese vermehrten und verstärkten Schwingungen übergeben, weshalb aus ihnen der Ton bei schlafferer Luftröhre stärker vernommen wird, als aus der Luft. Je schwächer die Spannung der Zunge, um so höher liegt diese dem äußersten Grad der möglichen Abspannung der Luftröhre, desto leichter können die Schwingungen dieser und jener sich ähnlich oder gleich werden, in Folge dessen die Summe der in demselben Sinn schwingenden Theile vergrößert wird. Größere Grade der Luftröhrendehnung beschränken je mehr und mehr die Gleichartigkeit oder Aehnlichkeit der Zungen- und Luftröhrenschwingung, und obwohl die Fähigkeit, die Schallwellen zu reflectiren, dabei größer wird, nimmt doch die Wirkung der Schwingungen auf die umgebende Luft im Ganzen ab. Bei starker Spannung der Zunge und schlaffer Luftröhre ist beides: die unmittelbare Theilnahme der Luftröhre an den sehr beschleunigten Schwingungen der Zunge und das Reflexionsvermögen der laren Röhrenwandung, sehr gering. Nimmt die Spannung dieser zu, so wird das letztere Vermögen gesteigert, wenn auch die Schwingungen der Luftröhrenwandung nie bis zu der Geschwindigkeit gebracht werden können, welche der Schwingungsgeschwindigkeit sehr gespannter, verhältnißmäßig kurzer Zungen gleich käme.

Jedenfalls also wird der Luft ein stärkerer Schall bei der gedehnten als bei der erschlafften Luftröhre übergeben. Die Vibrationen der Luftröhre werden aber, je mehr sich diese in eine unbeweglichere Röhre verwandelt, immer geringer, und bei der Schwierigkeit des Ueberganges der Luftwellen an feste Körper muß mit den Graden der Dehnung der in festen mit der Luftröhre in Verbindung stehenden Körpern ausschließlich fortgeleitete Schall an Intensität abnehmen. Bei der großen Elasticität aller mit den Stimmbändern zusammenhängender Theile kommt nämlich nicht allein die Güte der Leitung longitudinaler Schallwellen (von den Stimmbandbefestigungen aus) in Betracht, sondern wesentlich auch das Vermögen derselben, mit den Stimmbändern in geringerem oder höherem Grad in transversale Schwingungen (wirkliche Bebungen) zu gerathen.

Zweitens geht aus den Versuchen hervor, welch wichtigen Antheil die Zustände der mit den Stimmbändern zusammenhängenden Theile, unter Andem schon die Luftröhre, an dem Klang jener haben müsse. Als die mit der äußerst tief gestimmten Zunge überspannte Pfeife direct auf den Windkasten aufgesetzt wurde, war nichts von jenem überraschenden metallischen Klang vernehmbar, welcher sich zeigte, als die Luftröhre mit Windkasten einerseits und Zungenpfeife andererseits in Verbindung stand, und der Ton durch den Stab den Kopfknochen zugeleitet wurde.

Diese Resultate erklären sehr mannigfache und wichtige Verhältnisse der Stimme des Lebenden, wenn man erwägt, daß Luftröhre und Kehlkopf ein aufs Innigste zusammenhängendes System elastischer Massen bildet. Alle tieferen Töne scheinen aus der Brust zu kommen; die höheren dagegen werden viel directer aus dem Mund vernommen. Bei den tieferen mit der größeren Erschlaffung des ganzen elastischen Systems geräth dasselbe in Vibrationen, und zwar in seinem ganzen Umfang: und da der Thorax großentheils auch aus elastischen Massen zusammengefügt ist, so bebt derselbe in seinem ganzen Umfang und bildet so eine schwingende Fläche von beträchtlicher Ausdehnung, von welcher ab in großer Breite die umgebende Luft erschüttert wird. So entsteht die den tiefen Tönen besonders des Mannes eigenthümliche Re-

Digitized by Google

sonanz, welche ich die bebende nennen möchte. Bei den höheren und höchsten Tönen mit allgemeiner Spannung des ganzen elastischen Systems verwandelt sich dieses in eine weniger vibrirende als stark reflectirende Masse, in Folge dessen die Töne durch Vergrößerung der Excursion der Luftschwingungen einen intensiveren Eindruck auf unser Ohr machen, der Ort ihres Entstehens von dem Hörenden auch dahin verlegt wird, woher diese mächtigeren Wellen kommen, nämlich in den Mund. Da hier die Schwingungsmaxima nahe der Achse des ganzen Schallrohres fortschreiten, könnte man sie die »concentrirte« Resonanz nennen.

Nun ist begreiflich, daß das aus so mancherlei Theilen von verschiedener Mächtigkeit, Substanz und Form zusammengesetzte System nicht genau die gleichen Vibrationen mit den Stimmbändern machen könne, daß somit also dem Eindruck der Stimmbandschwingung, welche vor Allem den Ton bestimmt, eine Summe von Schwingungen beigesellt wird, welche den individuellen Klang dieses Tones vermitteln. Dieser Klang wird je nach den Theilen, welche vorzüglich bei den Vibrationen betheiligt sind, ein verschiedener sein. Bei den tiefen Tönen mit erschlafftem elastischen System tritt selbst für den in der Luft Hörenden jener eigenthümliche metallische Klang hervor, wenn in größerer Ausdehnung, z. B. noch in den Thorarwandungen, ähnliche Vibrationen auftreten können, wie an der isolirten Luftröhre. Dies hängt offenbar von dem Bau und der Organisation der ganzen Brust und des Bronchialsystemes ab. An jener allein wird es in der Luft wegen des prädominirenden Stimmbandtones und ihrer verhältnißmäßig geringen Masse nicht so deutlich vernommen, als wenn die ausschließliche Schallleitung durch feste Theile benutzt wird.

Bei den hohen Tönen mit gespanntem elastischen System wird das den Klang zunächst Bestimmende das Stimmband selbst sein, an welchem sich, wie oben auseinander gesetzt worden, verschiedene theils individuelle, theils willkürlich hervorzurufende Klänge erzeugen lassen, und die hiebei auftretende Resonanz wird nur diesen Klang mit dem der Spannung des Bandes entsprechenden Ton verstärken können, weshalb hier mehr das Klare und Durchdringende, dort das Volle und Erschütternde als Klang- und Intensitätsbezeichnung gebräuchlich ist.

Kommt es bei den tiefen Tönen hauptsächlich auf das Material an, so ist für die höheren Töne, natürlich in beiden Fällen von den Stimmbändern selbst abgesehen, vor Allem der Bau, d. h. die Form der Begrenzungsflächen, des lufterfüllten Raumes entscheidend. Wie denn auch für gute Sänger und besonders Bassisten die günstige Entwickelung des ganzen Thorax ein viel nothwendigeres Requisit ist, als für Sängerinnen.

C. Die Klangregister

der menschlichen Stimme sind abhängig von gewissen in der Willkür des Sängers gelegenen Modificationen der Muskelbewegung und der damit verknüpften Einstellung beweglicher Theile zum Unterschied von dem individuell verschiedenen in der gegebenen Organisation gelegenen Klang der Stimme, welcher somit mehr von dem Material der beweglichen Theile und dem Bau der festen Theile abhängig ist, als von der veränderlichen Constellation dieser Massen.

Manche Töne lassen sich mit verschiedenen anderen, z. B. die tiefsten

Digitized by Google

und höchsten Töne, nur mit einem Register anstimmen. Wir beginnen mit den ersteren.

1) Die Contratöne

der Orgeln umfassen die Töne, deren Schwingungsmenge innerhalb der Grenzen 64 (16″ lange offene Labialpfeife) und 128 großes C (der 8′ langen offenen Labialpfeife) gelegen sind. Es ist oben schon bemerkt worden, daß Fischer bis zu dem Contra-F mit der Stimme herabgehen konnte, daß also wahre Contratöne bei dem Lebenden vorkommen können, welche noch einen Anspruch auf musikalischen Wohlklang machen dürfen. Dies ist jedoch eine Seltenheit. Das, was man Contrabaß oder auch Strohbaß nennt, welchen z. B. die russischen Sänger bisweilen bei ihrem Cultus benutzen, kann dieses nicht; auch pflegt man darunter nicht bloß die wahren Contratöne zu subsumiren, sondern überhaupt die tiefsten Baßtöne, welche sich zugleich durch ihre Rauhigkeit, also mehr durch ihre Klangfärbung, als durch ihre wahre Tiefe auszeichnen.

Die Beobachtungen, welche ich über die wahren Contratöne an dem natürlichen Präparat eines 30jährigen Mannes gemacht habe, sind folgende: Sie entstehen am leichtesten, wenn die beiden Gießbeckenhebel noch aufwärts und zugleich nach vorwärts geschoben und dadurch die hintere Kapselportion des Gelenkes möglichst gespannt, die Stimmbandebene am stärksten nach vorwärts geneigt wird. Die Stimmritze kann bis 1,5 Millimeter weit sein. Die Hebel werden parallel gestellt, die Vocalfortsätze divergiren. Am leichtesten tritt der Contraton ein, wenn entweder das eine Band möglichst abgespannt und unter der Ebene des stärker gespannten befindlich ist, oder wenn beide Bänder gleich erschlafft sind, und dann die Gießbeckenhebel plötzlich oder ruckweise vor und abwärts geschoben werden. Sind einmal die Contratöne eingeleitet, so können die Gießbeckenhebel nicht unbeträchtlich rückwärts gezogen werden, wobei die Töne natürlich steigen, aber innerhalb der Grenzen des Contrabasses bleiben, zugleich bleibt das Register unverändert, wenn man während des Tönens die Stimmbänder in gleicher Ebene beläßt oder in verschiedene legt, wobei jedoch unerläßliche Bedingung ist, daß das tiefer gestellte nicht stärker angespannt wird als das höher gelegene. Die Ventilöffnung (Athmungsritze) kann zugleich offen sein; besser ist es jedoch, sie wird, besonders im Moment des Tonanstimmens, geschlossen. Während des Tönens bleibt das ganze Band anscheinend segelartig aufgebläht, schwingt aber nur mit unvollkommenem Rückschwung in der ganzen Breite, und aufgetröpfeltes Wasser wird mit großer Gewalt abgeschleudert.

Der tiefste Ton, welchen ich so erzeugen konnte, hatte 84 Schwingungen, entsprach also dem $\underline{F}$. Diese Töne haben eine ungemeine Stärke, welche bis zum Brüllenden anwachsen kann, wenn man, wie ich es that, einen zinnernen Schallbecher von 8″ Höhe und 5″ oberen Durchmesser anwendet.

Jener tiefste Ton war noch bei 70 Millimeter Wasserdruck der Windstärke möglich.

Außerordentlich leicht schlagen merkwürdiger Weise diese Contratöne in die Fisteltöne durch eine ganz einfache Manipulation um, ohne daß die Spannung des fistulirenden Bandes dabei geändert wird, wovon später die Rede sein muß.

Die zweite Hälfte der Contratöne ließ sich auch noch durch die oben beschriebene Einstellung der Gießbeckenknorpel erzeugen, als mittelst des Ring-

Digitized by Google

knorpelhebels dieser beträchtlich dem Schildknorpel genähert worden. Contraction des Cricothyreoideus schließt somit die Contratöne nicht vollkommen aus. Bei dem Lebenden geht der ganze Kehlkopf herab.

2) Die Bruststimme

eines männlichen Kehlkopfes kann von c bis $\bar{\bar{c}}$ reichen, wird aber natürlich, je nach der individuellen Stimmlage, verschieden tief oder hoch liegen, jedenfalls aber immer mehr als $1\frac{1}{2}$ Octaven umfassen können. Die tiefen erfordern eine Abspannung; bei der Spannung, welche die Stimmbänder in Folge der natürlichen Gegenwirkung der elastischen Theile bekommen, ist bereits die Octave des tiefsten Brusttones erreicht; die zweite Octave läßt sich nur mittelst zunehmender Spannung oder größerer Windstärke erzielen, wobei, nach Müller's Untersuchungen, je höher die Töne steigen sollen, um so nothwendiger eine seitliche Compression des Kehlkopfraumes wird. Die Thätigkeit des M. thyreoarytaenoideus und der Exspirationsmuskeln zur Erzeugung des stärkeren Windes wird hiebei nothwendig gefordert. Die Stimmbänder schwingen in ganzer Breite, doch begreiflich mit kleineren Excursionen, als bei den Contratönen. Die ganze Umgebung der Stimmbänder schwingt bei den tieferen Tönen besonders lebhaft mit, bei welchen der Kehlkopf auch tiefer steht als bei den höheren. Dieses ist die Theorie, welche J. Müller von der Bruststimme giebt. Meine eigenen Untersuchungen hierüber reihen sich am besten an die Betrachtung

3) der Fistelstimme

an, welche, wie ich zeigen werde, ebenso leicht von dem Contrabaß als der Bruststimme aus hervorgerufen werden kann.

Das Wesentliche an der Fistelstimme besteht, nach Lehfeld[1]) und J. Müller, darin, daß bei ihr ausschließlich die freien Ränder der Stimmbänder schwingen. Rinne stimmt dem insofern bei, als er zugiebt, daß sich diese Ränder, wenn auch nicht ausschließlich, doch vorwaltend betheiligen. J. Müller giebt aber nicht zu, daß diese Töne den Flageolettönen der Saiteninstrumente gleich seien, sondern gesteht ihnen nur insofern eine gewisse Aehnlichkeit mit diesen zu, als sich das Band der Breite nach in eine schwingende und nicht schwingende Portion abtheile. Die Fisteltöne sprechen bei der geringsten Windstärke am leichtesten an, gehören ferner nur der höheren Tonreihe an, indem sie mit der ersten Octave des untersten Brusttones beginnen, verlangen somit stets einen gewissen Grad der Spannung, und werden am meisten durch seitliche Compression des Kehlkopfes und stärkeren Wind ausgeschlossen, und sind nach alledem Folge einer gewissen Art der Ansprache innerhalb der Grenzen, in welchen Brust- und Fistelstimme mit einander wechseln kann, also innerhalb der zweiten Octave der Brusttöne.

Ich habe diese Angaben J. Müller's und Rinne's durch vielfache Versuche bestätigt gefunden, und glaube nur noch Eines hinzufügen zu müssen, was bei der gewöhnlichen Aufstellungsweise des natürlichen Präparates bisher entgangen sein mußte. Unbedingtes Erforderniß ist selbst für die

---

[1]) Nonnulla de vocis formatione. Dissert. Berol. 1835. pag. 57 ff.

Digitized by Google

höchsten Fisteltöne die stärkere Spannung nicht; vielmehr können dieselben auch bei möglichster Abspannung der Stimmbänder hervorgerufen werden, und zwar einfach dadurch, daß man das eine Band etwas über die Ebene des anderen mittelst der Gießbeckenhebel emporhebt, und zugleich das zweite ein klein wenig mehr anzieht. In dem Moment, in welchem das etwas stärker gespannte Band unter die Ebene des weniger gespannten herabgedrückt wird, fistulirt das letztere. Dadurch kann selbst der tiefste Contraton unmittelbar in den höchsten Fistelton umschlagen. Hiebei ist eine doppelte unharmonische Wirkung im Spiel, einmal nämlich wird nicht auf jeder Seite der Gießbeckenknorpel gleich weit herabbewegt, und zweitens sind beide Bänder nicht gleich gespannt, was aus Ersterem unmittelbar hervorgeht. Wenn daher auch bei der im Leben meist harmonischen Contraction in den Muskeln der Gießbeckenknorpel diese Erzeugungsweise der Fisteltöne gewiß mehr zu den Ausnahmsfällen gehört, so glaube ich doch, daß in gewissen Zuständen, wie zur Zeit der Pubertätsentwickelung bei den Knaben und im Rausch, sowie bei gewissen Gesangskunststücken, wo höchste Fisteltöne und tiefste Brusttöne in einander überspringen, diese Methode der Fistel unwillkürlich oder erlernt in Anwendung kommt. Ebenso wie ich Menschen kenne, welche beim gewöhnlichen Sprechen vom tiefsten Baß ganz regellos in die Fistel fallen und umgekehrt, was ich mit etwas Aehnlichem bei einem anderen beweglichen Organ, dem Auge nämlich, mit dem falschen Blick vergleichen möchte, der ebenfalls bloß in einer gewissen Vernachlässigung harmonischer Muskelbewegung seinen Grund hat.

4) Die Kopfstimme

bildet den Uebergang von der Fistel- zur Brustst imme. Es können mit diesem Register alle Töne gesungen werden; der eigenthümliche Charakter dieses Registers tritt aber am meisten bei den der Brustst imme ausschließlich angehörigen Tönen hervor. Bei dem Lebenden hat dieses Register etwas Weiches, Gedämpftes und auch im Bereich der etwas tieferen Brusttöne weniger Bebendes, als diesen letzteren Tönen, selbst weniger forte gesungen, bei kräftigem Brustbau immer zukommt. Der Kehlkopf steht beim Lebenden dabei immer etwas höher als bei Anstimmen desselben Tones mit der Brustst imme. An der Stellung der Mundtheile bemerke ich keinen Unterschied. Dieses Register beruht auf einem gewissen Verhältniß des Spannungsgrades der Stimmbänder zu der Windstärke, und eben weil es auf einem Verhältniß beruht, ist es bei jedem Spannungsgrad möglich, nicht aber bei jeder dabei gewählten Windstärke. Wir haben ausführlich nachgewiesen, daß jeder Ton zweimal von ein und demselben Band gewonnen werden kann, bei stärkerer Spannung und schwachem Wind und bei schwacher Spannung und starkem Wind. Das Letztere ist charakteristisch für die Brusttöne, und um so mehr, je mehr sie forte und fortissime gesungen werden; das Erstere für die Kopftöne, und um so mehr, je mehr sie piano und pianissimo gesungen werden. Daher gehen die Brusttöne gegen das Piano hin in die Kopftöne, die Kopftöne gegen das Forte hin in die Brusttöne, oder bei stärksten Spannungsgraden in die Fisteltöne über. Am natürlichen Präparat und an Kautschukzungen, welche man ohne Weiteres frei über den Rahmen gespannt hat, überzeugt man sich weniger leicht von der Entstehungsweise dieser Klangdifferenzen, als wenn man einen aus starkem Leder oder Pappendeckel gebildeten, paraboliſch gekrümmten und vorn offenen Schallbecher aufsetzt, wodurch die

Digitized by Google

Klangnüancen deutlicher hervortreten. Mit den Fisteltönen haben die Kopftöne die geringe Windstärke, mit den Brusttönen die Vibrationen der Bänder in ganzer Breite gemein, und so sind sie besonders geeignet, die bei Sängern so wohlthuenden Uebergänge des einen Registers in das andere zu bilden, was besondere Wirkung thut, wenn derselbe Ton bei seinem allmäligen Anschwellen nach und nach durch diese drei Register hindurchgeht.

D. Gaumen- und Nasenklänge.

Die große Menge verschieden elastischer Theile, weicher Massen und knöcherner Gebilde, welche hiebei gleichzeitig in Betracht kommen, lassen kaum erwarten, daß man je die Wirkung der einzelnen Factoren werde in das richtige Licht setzen können, was mich selbst auch abgeschreckt hat, die eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand auszudehnen. Die Mund- und Nasenhöhle ist als Schallbecher zu betrachten, welcher jedoch durchaus nicht den Einfluß auf die Tonhöhe der Stimmbänder hat, wie der gleichnamige Theil an verschiedenen Blasinstrumenten, bei welchen er, je nachdem seine Mündung erweitert oder verengt wird, den Ton steigen oder sinken macht; aber wie hier hat er einen unleugbaren und zwar denselben Einfluß auf den Klang, welcher bei den Blasinstrumenten mit sich erweiterndem Schallbecher heller und stärker, bei solchen mit sich verengerndem Schallbecher dumpfer und schwächer ist.

J. Müller wandte an dem künstlichen Kehlkopf auch versuchsweise ein gablig getheiltes Ansatzrohr an, und fand hiebei den Klang voller[1]). So lange man für die Classification der Klänge keine strengeren Unterscheidungsmerkmale aufstellen kann, als die bis jetzt sehr vagen Bezeichnungsweisen, ist auch mit der genauesten Untersuchung der betheiligten Gewebsmassen, Organe und Luftmengen so gut wie nichts gewonnen, und Müller's Versuch an dem mit dem Kopf noch zusammenhängenden Larynx führte nur zu dem Ergebniß, daß den der menschlichen Stimme eigenthümlichen Klang vorzugsweise die oberhalb des Kehlkopfes gelegenen Theile vermitteln. — Es wäre interessant, die gleichen Kehlköpfe mit verschiedenen Köpfen zu combiniren, was nicht unausführbar sein dürfte, und zu untersuchen, in welchen Verhältnissen die Stimmbandklänge und die des Schallbechers (Mund- und Nasenrohr) zu einer bestimmten Klangart des ganzen Apparates zusammenwirken. Leider konnte ich bei dem Mangel mir zu Gebote stehender Leichen hierüber keine Versuche bis jetzt anstellen.

Nach Liscovius[2]) ist die Theorie der Gaumen- und Nasenklänge folgende: Bei beiden Klangarten verändert sich der Stand des Kehlkopfes, Zungenbeines und Gaumensegels im Vergleich mit dem Stand, welchen sie ohne diese Klangarten einnehmen. Bei dem Gaumenton stehen sie höher, bei dem Nasenton tiefer. In beiden Fällen wird der mittlere Theil der Zunge aufwärts gegen den Gaumen gekrümmt, und zwar um so mehr, je entschiedener der eine oder andere Klang ausgeprägt ist. So kommt es, daß bei dem Gaumenklang das Gaumensegel dadurch, daß es sich der hinteren Rachenwandung nähert, den Uebergang aus dem Kehlkopf in die Nase

[1]) Müller's Physiolog. II. S. 204.
[2]) Physiologie der menschlichen Stimme. S. 62.

Digitized by Google

verkleinert. Der Luftstrom wird dadurch dem Mund zugeleitet, aber in dessen Hintergrund durch die aufgerichtete Zunge gehemmt. Bei dem Nasenton findet das Umgekehrte statt. Der Eingang in die Nase ist erweitert, und der von der aufgerichteten Zunge abprallende Windstrom wird seinen Ausweg um so mehr durch den Nasencanal suchen.

Alles, was sonst den Nasencanal beengt oder verschließt, Zusammendrücken der Nasenflügel, Mißbildung der knorpeligen und knöchernen Wände des Nasencanals, Hypertrophien derselben, Verdickungen, Wulstungen, Geschwüre auf der Schleimhaut desselben, Polypen ꝛc., bringt ebenso die Nasentöne hervor, wie Lücken im knöchernen oder weichen Gaumen in Folge von Mißbildung oder Substanzverlust; so daß also der Nasenton entsteht: wenn sich der in ihn eindringenden Luft ein Hemmniß entgegenstemmt. Dieses kann ebenso groß sein bei einem relativen Ueberschuß von eingetriebener Luft, als bei normaler Windmenge und anomaler Enge des Canales. Steht beides: Windmenge und Weite, im Einklang, so daß keine Hemmung entsteht, so vergrößert sich nur die Resonanz ohne Veränderung des Klanges. Hieraus schließe ich, daß der Nasenklang Folge der bebenden Resonanz sei, während im letzten Fall bloß die concentrirte Resonanz innerhalb des Nasencanales wirkt, wovon man sich auch leicht überzeugt, wenn man den Finger in das Nasenloch einführt, und bei dem Nasenklang deutlich eine Erzitterung der Knorpeltheile fühlt, im anderen Fall dagegen nicht.

Auf ähnlichen Bedingungen wird der Gaumenklang beruhen.

E. Die individuellen Klangarten

des ganzen Stimmorganes ergeben sich somit als Resultate sehr mannigfach zusammenwirkender Umstände, und beruhen erstens auf dem Verhältniß der disponiblen Windmenge und Windstärke zu der Configuration und Elasticität des Thorax und der in ihr eingeschlossenen Organe. Denn da jeder Ton durch zwei Methoden erzeugt werden kann, so wird von dem Einen die nöthige Spannung und geringste Windstärke, von dem Andern die geringere Spannung und größere Windstärke häufiger gewählt werden, und sonach auch der von den Thoraxwandungen und dem Bronchialsystem abhängige Klang bald mehr, bald weniger hervortreten. Hierauf scheinen besonders die Klangarten der verschiedenen Männerstimmen zu beruhen.

Zweitens ist die Klangart abhängig von dem Verhältniß der Länge der Stimmbänder zu der Größe der resonirenden Räume in Wandungen überhaupt. Hierauf beruht der Unterschied der Alt- und Sopranstimmen der Frauen und Knaben und der Castraten.

Drittens ist sie abhängig von dem Verhältniß der Kehlkopfmasse und Form zu den resonirenden Massen, wovon hauptsächlich die Klangdifferenz der jugendlichen und alten Individuen abhängt.

Viertens influirt auf den Klang die individuelle Enge oder Weite des Nasencanals im Verhältniß zu der Windmenge, welche im Mittel ihn zu passiren hat, und wodurch die mehr oder weniger mit dem Nasenklang auftretenden Stimmen der Individuen des verschiedensten Alters und Geschlechtes gebildet werden, welche in dem höheren Alter häufiger sich zeigen als in dem früheren, wie chronische Schleimhautkrankheiten im Allgemeinen dort häufiger gefunden werden als hier.

Digitized by Google

3. Die Laute.

Von rein physikalischer Seite aus betrachtet, können die Leistungen unseres Stimmorganes in Beziehung auf die Laute nach keinem anderen Princip als dem eingetheilt werden, nach welchem wir die Gehörseindrücke überhaupt classificiren. Schall, Geräusch, Ton und Klang sind aber diese verschiedenen Kategorien, welchen sich auch alle Laute, sofern sie für das Gehörorgan berechnet sind, fügen müssen. Hält man sich an die strenge Definition des Wortes »Schall« als einer einmaligen Impression auf den Gehörnerv, so sieht man, daß sich zwei Schalle von einander an sich durch gar nichts unterscheiden können als durch ihre Intensität. Differenzen der Intensität des Gehöreindruckes, welchen wir durch unsere Stimmwerkzeuge hervorrufen, werden von uns wesentlich zur Accentuirung gebraucht, und können somit füglich nur zur Unterscheidung solcher Laute benutzt werden, welche den Accent nicht tragen. Der Accent ruht aber immer auf den Vocalen, und die darauf folgenden Consonanten werden nur durch eine Art Aspiration mitverstärkt. Aber selbst unter den Consonanten finden wir keinen, welcher jenem strengsten Sinne des Wortes Schall entspräche, weil die zur Bildung der Laute überhaupt benutzbaren Theile viel zu leicht zu Schwingungsperioden veranlaßt werden, als daß sie zur Erzeugung nur eines einzigen Impulses auf das Gehörorgan Veranlassung geben könnten. Indem wir aber in etwas weiterem Sinne des Wortes unter Schall auch ein sehr kurzes schnell abbrechendes Geräusch verstehen, lassen sich ungezwungen einzelne Consonanten als Schalllaute bezeichnen, in welcher Reihe zugleich allein Lautunterschiede gefunden werden, welche auf Intensitätsdifferenzen beruhen.

Dahin gehören β, γ, δ und ihre Verstärkungen π, $\varkappa$, τ. Die Aspiration, welche J. Müller letzteren als charakteristischen Unterschied von ersteren zuschreibt, kann ich nur dann finden, wenn sie mit darauf folgenden Vocalen verbunden und am Anfang einer Silbe stehen. So lautet allerdings Tod wie T(h)od, Pulver wie P(h)ulver ꝛc., aber in den Wörtern topp, matt, Sack ꝛc. findet sich von dieser Aspiration nichts. Dieser Unterschied rührt daher: Gemeinschaftlich ist dieser ganzen Gruppe eine plötzliche Aenderung der Stellung unserer Mundtheile, indem sich der Mund zuerst schließt und dann öffnet, in welchem Moment der Laut verstummt. Es wechselt bei ihnen also in unmeßbar kurzen Zeittheilen hintereinander die Opposition der Mundtheile, und zwar verändert sich bei B die Stellung der Lippen, so daß sie anfangs geschlossen sind, dem Luftstrom den Ausweg versperren, und sich dann öffnen; beim b(β) aber weniger weit als bei P(π). Bei D, (δ) ist der Mund durch die Zunge geschlossen, welche sich an den vorderen Theil des Gaumens oder die obere Zahnreihe, bei G, (γ) weiter hinten mit ihrem Rücken an den Gaumen anlegt. Man läßt durch den Wind diesen Verschluß öffnen, setzt ihm aber bei D, (δ), G, (γ) einen geringeren Widerstand entgegen als bei T, (τ) und K, ($\varkappa$), indem man im letzteren Fall die Mundtheile anfänglich fester gegeneinander preßt und hinterher weiter auseinandertreten läßt.

Soll nun mit diesen Buchstaben ein anderer Consonant verbunden werden, so kann bei der Verbindung eines von ihnen mit einem zweiten derselben Reihe nichts Anderes gethan werden, als daß dem Oeffnen der Mundtheile unmittelbar wieder ein Verschluß zur Bildung des zweiten folge; weshalb dann auch zwei solche Buchstaben so ausgesprochen werden, als läge

Digitized by Google

zwiſchen ihnen die Grenze zweier Sylben ſelbſt wenn ſie am Anfang eines Wortes ſtehen, z. B. κτεινω wie κ-τεινω, βδελλιον wie β-δελλιον. Folgt dagegen ein Conſonant darauf, deſſen Anfang bei offenem Mund genommen wird, ſo bleibt für die ſogenannten weichen ſowohl als die harten Laute unſerer Gruppe kein anderes Verbindungsmittel, als den Luftſtrom, welcher plötzlich entlaſſen wurde, ſo lange zu unterhalten, bis die Einſtellung der Mundtheile für den nächſten Laut gefunden iſt. Ich bemerke aber ſowohl bei den erſteren wie bei den letzteren Lauten in dieſem Fall einen gewiſſen Strepitus, welcher aber nicht dieſen Buchſtaben angehört, ſondern welcher eben nur die Brücke zum nächſten bildet. Dieſer lautet mehr wie w oder f oder wie h. Das Erſtere, wenn die gebildete Oeffnung der Mundtheile klein war und für den nächſten Conſonanten oder Vocal auch klein bleibt, das letztere, wenn ſie für den letzteren größer werden muß, oder wenn die anfänglich gebildete Oeffnung ſchon weiter war. Eine Compoſition iſt endlich noch die, bei welcher dieſe Oeffnung hinter dem Ausſprechen des Lautes gleich wieder geſchloſſen, der Luftſtrom aber nicht abgebrochen, ſondern bloß in eine andere Bahn, den Naſencanal gelenkt wird, wie bei πν ꝛc., wobei man am deutlichſten ſieht, daß die dem π zugeſchriebene Aſpiration nicht dem π an ſich angehört, denn hiebei hört man von ihr nichts.

Die Geräuſche unterſcheiden ſich von einander: 1) durch die Größe der Unregelmäßigkeit der Intervalle zwiſchen zwei einzelnen Impreſſionen auf den Gehörnerv, 2) durch die Verſchiedenheit deren Intenſität, 3) durch die Summe der gleichzeitig, aber nicht iſochron ſchwingenden Theile. Durch Verminderung jener Unregelmäßigkeit bis zu einem gewiſſen Grad kann das Geräuſch eine gewiſſe Tonfärbung bekommen, welche in ihrer Höhe ſich nach der mittleren Größe des Intervalles richtet; durch das Zweite erlangt es eine gewiſſe Stärke, abhängig ebenſowohl von der Summe der gleichſchwingenden Theile, als der Größe der Excurſion der Schwingungen; durch das Dritte bekommt das Geräuſch ſeine Klangfarbe. Alle Conſonanten mit Strepitus aequalis s. continuus (J. Müller) ſind Geräuſchlaute.

Bei der großen Verſchiedenheit der Dimenſionen, der Spannungsgrade, der jeweiligen Elaſticität der in der Mundhöhle gelegenen Theile werden die Summen gleichzeitig ungleichmäßig ſchwingender, d. h. wirklich vibrirender, Theile nur dadurch möglichſt verringert werden, daß ſie bis auf wenige oder einzelne der bewegenden Kraft des Windes durch Ausweichen oder Strammſpannen ganz entzogen werden.

So ſtehen die Mundtheile feſt bei h, ch, f, c, s, sch, v, und w, dagegen ſind einzelne in lebhafter Vibration, z. B. die Zunge oder das Gaumenſegel bei r. Bei den erſteren entſteht das Geräuſch bei dem Ausſtrömen der Luft aus einer bald etwas weiteren bald etwas engeren Oeffnung, deren Ränder vielleicht in kleine, jedoch nicht deutlich fühlbare Erzitterungen verſetzt werden, und wobei die Luft in den vor der Oeffnung gelegenen Räumen reſonirt und dem Geräuſch zugleich einen gewiſſen Klang und Ton verleiht.

Die Stelle dieſer Oeffnung, an deren Rändern ſich die Luft reibt, rückt aber bei jenen Buchſtaben in folgender Weiſe von hinten nach vorn allmälig vor.

Digitized by Google

Buchstabe.	Begrenzung der Oeffnung.	Resonirender Luftraum.
h.	Glottis.	Ganzer offener Mundcanal.
ch. 1) der Schweizer.	Zungenrücken und hinterster Theil des Gaumens oder Gaumensegel.	Der davor gelegene Theil des Mundcanales.
2) mittleres χ.	Zungenrücken und mittlerer Theil des Gaumens.	Der resonirende Theil des Mundcanales kleiner.
3) reines χ.	Vorderer Zungentheil und vorderer Theil des Gaumens.	Der resonirende Theil des Mundcanales noch kleiner.
l.	Oben Gaumen, unten Zunge, seitlich Wange.	Der Raum noch mehr eingeengt dadurch, daß sich eine größere Fläche der Zunge an den Gaumen anlegt.
sch.	Seitlicher Zungenrand und Backzähne.	Backen und Lippenraum.
s.	Seitlicher und vorderer Zungenrand und Schneidezähne.	Lippenraum.
f.	Lippen, und zwar mehr die innere hintere Fläche.	Raum zwischen den Lippenflächen.
w.	Lippen, und zwar mehr die äußere vordere Fläche.	Gar kein resonirender Luftraum.

Bei mn und ng ist die das Geräusch veranlassende Durchströmungsöffnung dieselbe: der offene Nasencanal. Der Resonanzraum liegt hiebei hinter oder eigentlich seitlich von ihr und ist durch seine Größe das den Klang dieser Buchstaben vermittelnde Moment. Der Raum ist am größten bei m; er reicht dabei bis an die geschlossenen Lippen, bei n bis an den vorderen Theil des Gaumens, an welchen sich die Zungenspitze anlegt, bei ng oder n̂ nur bis an die Grenze des hinteren Theiles des Gaumens, wo sich der Zungenrücken anlegt.

z ist ein Doppelconsonant, entstanden aus ts, nur mit der Modification, daß sich der Mund nicht frei öffnet wie bei dem bloßen t, sondern die Zunge, statt wie bei f vom Gaumen abgerissen zu werden, an ihm nur schleifend vorrückt, bis sie die dem s eigenthümliche Stellung eingenommen hat.

Die allen diesen Lauten zukommenden Klänge können modificirt werden, und sind theils je nach dem Sprachidiom, theils nach der Individualität verschieden; diese Verschiedenheiten werden aber, soweit sie auch im Bereich der Willkür gelegen sind, nicht zu Lautunterscheidungen benutzt.

Töne können als Laute benutzt werden, insofern sie sich, abgesehen von ihrem Stand auf der musikalischen Scala, d. h. bei demselben musikalischen Werth, durch ihren Klang unterscheiden. In den Sprachen werden hiebei nur die Stimmbänder als tonerzeugende Körper benutzt, dagegen nicht der Mund, welcher ebenfalls zur Entstehung von Tönen unter Mithülfe des Athems Veranlassung geben kann.

Digitized by Google

Dieſe Laute laſſen ſich als Klanglaute bezeichnen, und ſind die lauten Vocale a, o, e, i, u, ä, ö, ü, welche, leiſe ausgeſprochen, den Klang vorwaltend zur Unterſcheidung haben, während die Stimmbänder dabei nicht in tönende, ſondern bloß ein ſchwaches Geräuſch gebende Schwingungen verſetzt werden.

Die Differenzen des Klanges hängen von der Größe des Luftraumes hinter den Stimmbändern (des Mundcanales) und der Weite der Oeffnung deſſelben, der Mundöffnung, ab. Kempelen[1]) nimmt 5 Grade für die Weite des Mundcanales und der Mundöffnung an, deren Größenverhältniß zu einander bei den einzelnen Vocalen folgendes wäre:

	Weite der Mundöffnung.	Weite des Mundcanales.
a	5	3
e	4	2
i	3	1
o	2	4
u	1	5

Der Raum verbietet uns, weiter auf die phyſiologiſche und linguiſtiſche Unterſuchung der Sprache in dieſem Artikel über die Stimme einzugehen, auch müſſen wir die pſychologiſche Bedeutſamkeit des Stimmorganes zu beſprechen unterlaſſen.

In Beziehung auf die ſpeciellen Mittel zur Erzeugung der einzelnen Laute bin ich übrigens überzeugt, daß es vielmehr auf die Erfüllung einer beſtimmten allgemeineren phyſikaliſchen Bedingung ankommt, als auf die accurate Einſtellung der beweglichen Theile, wodurch jeder Buchſtabe mit einer ganz beſtimmten geometriſchen Figur ſich bezeichnen ließe; vielmehr glaube ich, daß die einzelnen Individuen innerhalb gewiſſer Grenzen ſehr verſchiedene Mittel zur Erzeugung ein und deſſelben Lautes aufbieten, weshalb denn auch die Beſchreibungen der Vorgänge bei der Lautirung noch immer bald mehr, bald weniger differiren. Aus dieſem Grund habe ich es auch vorgezogen, mich allein auf die allgemeinſten phyſikaliſchen Eigenſchaften der einzelnen Laute zu beſchränken, und im Ganzen nur einem Autor (J. Müller) bei der Beſchreibung der phyſiologiſchen Lautbildung zu folgen, und muß im Uebrigen auf Müller's und Valentin's Phyſiologie, Jan Purkine (Badaniaw przedmiocie fizyologii movy Ludzkiéj. Kraków 1836) und Kempelen (l. c.) verweiſen.

[1]) Kempelen: Mechanismus der menſchl. Sprache nebſt Beſchreibung ſeiner ſprechenden Maſchine. Wien 1791. S. 215.

Digitized by Google

Schlußbemerkungen.

Nach Allem, was uns eigene hier mitgetheilte Untersuchungen, zusammengehalten mit den Resultaten classischer Forschungen von J. Müller, Weber und Anderen, gelehrt haben, läßt sich die Stellung unseres Stimmorganes in der Reihe künstlicher musikalischer Instrumente in folgender Weise zusammenfassen:

Die unteren Stimmbänder sind das primär Tönende des ganzen Apparates. Es sind elastische, durch Spannung, also erst durch äußere auf ihre Endpunkte wirkende Kräfte starr werdende Zungen, bei welchen die Eigenthümlichkeit ihres mit den Dehnungsgraden so rasch wachsenden Elasticitätsmodulus bestimmte Eigenschaften bedingt, in Folge deren, wenn auch nicht wesentliche, doch sehr merkliche Unterschiede zwischen ihnen und elastischen Zungen aus anderem Material auftreten.

Da weder sie selbst in irgend einem Theil ihrer ganzen Breite, noch die Umgebung, mit welcher sie in directem oder indirectem Zusammenhang stehen, je eine derartige Festigkeit vorübergehend oder bleibend gewinnen können, daß es in der unmittelbaren Nähe der schwingenden Zungen zu einer die Schwingungen retardirenden Luftverdichtung kommt, sie selbst auch niemals als ruhend in einer Knotenfläche zweier Luftsäulen liegend gedacht werden können, so bleibt nur die Annahme möglich, daß das Stimmorgan in die Kategorie der einfachen Zungenwerke, nicht aber der Zungenpfeifen zu setzen sei, ohne daß je eine wechselseitige Accommodation zwischen den Stimmbändern und Luftsäulen einerseits, noch eine Compensation zwischen den diesseits und jenseits der Bänder gelegenen Luftsäulen anzunehmen ist (Rinne). Alles, was den Ton der Bänder verändern kann, beschränkt sich auf den Grad der Spannung, der Windstärke an sich und der Möglichkeit, unter diesen bestimmten Bedingungen überhaupt einen Ton zu erzeugen. Aus diesem Umstand, bisher zu wenig berücksichtigt, weil man den Ausschlag sehr kleiner Veränderungen der zur Ansprache nöthigen Bedingungen keiner Controle unterworfen hatte, erklären sich größtentheils die Widersprüche, welche auf diesem Gebiet der Forschung sich erhoben haben. Jeder Ton der Bänder verlangt nicht bloß ein bestimmtes Verhältniß von Windstärke und Spannung, sondern zugleich auch bald in engeren, bald in weiteren Grenzen die Erfüllung gewisser weiterer Vorbedingungen, unter welchen er im Verein mit jenen allein auftreten kann. Aenderung dieser Bedingungen verändert nicht dadurch schon den Ton für sich, sondern gestattet nur die Möglichkeit des Auftretens eines neuen Tones, welcher im anderen Fall nicht ansprechen konnte, woraus folgt, daß, abgesehen von Spannung und Windstärke, die weiteren Umstände wohl auch auf das Entstehen eines bestimmten Tones influiren, aber deswegen so wenig als die Windstärke für sich oder die Span-

Digitized by

nung für sich als die wesentlichen Mittel der Tonerzeugung überhaupt betrachtet werden können. Nicht Accommodation fertiger physikalischer Processe bringt den Wechsel der Töne, sondern Aenderungen an der ganzen Bedingungsgleichung eines Tones erzeugt das Spiel unseres Stimmorganes.

Was diesseits und jenseits der Stimmbänder liegt, ist ein Apparat zur Verstärkung und Klangfärbung der Töne. Und die ganze Reihe fester in der näheren oder ferneren Umgebung der Bänder gelegener Massen kann bis zu einer gewissen Grenze hin als ein zusammenhängendes elastisches System betrachtet werden, dessen extreme Zustände mit Spannung und Erschlaffung bezeichnet werden können. Klang und Resonanz der bestimmten Töne sind durch diese beiden differenten Zustände gleichzeitig zwei Modificationen unterworfen, und mit der Modification der letzteren ist stets auch der erstere modificirt. Wählt man eine Eintheilung nach den Differenzen der Resonanz, so ist im erschlafften elastischen System die bebende Resonanz, im gespannten elastischen System die concentrirte Resonanz, oder dort die selbstständige Vibration der festen Massen, hier die durch Reflexion verstärkte Luftschwingung das, was die Eigenthümlichkeiten des Klanges vorwaltend bestimmt.

Die eigentlichen Klangregister beruhen aber auf einer innerhalb gewisser Grenzen willkürlichen Handhabung der Stimmbandspannung und Windstärke. Für die mittleren Töne der einzelnen Register ist aber charakteristisch: 1) für die des Contrabasses Verminderung der natürlichen Stimmbandspannung, Abspannung im höheren und höchsten Grad, ausgedehnteste bebende Resonanz; Schwingen der ganzen Bänder in voller Breite mit weitesten Excursionen; 2) für die der Bruststimme: niederer und niederster Grad der Anspannung der Bänder, Schwingen in voller Breite, Compensation relativ schwächerer Spannung durch vermehrte Windstärke, bebende Resonanz zweiten Grades; 3) für die der Kopfstimme: Accommodation der Spannung zur Erzeugung eines Tones bei relativ geringster Windstärke, concentrirte und bebende Resonanz niederen Grades; 4) für die der Fistelstimme: vorwaltende Schwingung des freien Randes der Stimmbänder, erzielt durch stärkere Spannung oder Modification der Windrichtung, Compensation der geringeren Spannungsgrade durch verstärkten Wind erst in den höchsten Regionen der Töne, vorwaltend concentrirte Resonanz.

Emil Harleß.

Digitized by Google

Zeugung.

Das Loos der Vergänglichkeit ist als gemeinsames Schicksal über alle Glieder der organischen Schöpfung vertheilt worden. Einer jeden Lebensform sind ihre Gränzen gesetzt, enger oder weiter, die sie nicht überschreiten kann. Bald drängt sich das ganze Leben in den Zeitraum weniger Tage oder Stunden zusammen, bald dehnt es sich über eine Reihe von Jahrzehnten, selbst über Jahrhunderte aus. Aber in allen Fällen erfüllt sich das endliche Schicksal mit gleicher Gewißheit.

Die physiologischen Ursachen dieser Erscheinung sind noch immer in einem hohen Grade unbekannt. Nur im Allgemeinen können wir ahnen, daß die Vergänglichkeit des Individuums als ein eben so nothwendiger, wie bedeutsamer Zug mit den wesentlichsten Eigenthümlichkeiten der organischen Schöpfung zusammenhänge, daß die rastlose Beweglichkeit des organischen Lebens und die Veränderlichkeit der organischen Substanz, das Mittel dieser Beweglichkeit, von Anfang an den Keim des Unterganges in sich trage. Ob sich nun aber die inneren Bedingungen des Lebens allmälig erschöpfen, ob sich aus ihrer fortgesetzten Wirksamkeit allmälig gewisse Widerstände hervorbilden, die durch Störung des Gleichgewichtes schließlich den Stillstand bewirken, wissen wir nicht. Wir kennen noch nicht einmal die ganze Reihenfolge der mechanischen Vorgänge, die den Tod herbeiführen.

Es sind indessen nur die wenigsten Geschöpfe, die ihr natürliches Ende erreichen. In der Regel ist es der Wechsel der äußeren Lebensbedingungen, der, an gewisse kosmische und metereologische Erscheinungen anknüpfend, die Fortdauer des individuellen Lebens hemmt, oder es ist ein gewaltsamer Eingriff von Seiten anderer Geschöpfe, wie es die Verknüpfung der organischen Einzelwesen zu einer zusammenhängenden Schöpfung mit sich bringt. So dient die Pflanze mit allen ihren einzelnen Theilen auf jeder Stufe der Entwickelung einer Menge von Thieren zur Nahrung und Erhaltung. Sie erfüllt ihre Aufgabe im Gesammthaushalte der Natur, indem sie aus den Bestandtheilen unserer Erde die Stoffe bereitet, die im Getriebe des thierischen Körpers zu neuen und höheren Leistungen verwendet werden. Ebenso ist auch über die Thiere selbst ein System von Nachstellungen und Verfolgungen verbreitet, das nicht bloß durch raschern Umtrieb eine vollständige Benutzung der organischen Substanz für die Zwecke des Lebens vermittelt, sondern auch Verfolger wie Verfolgte zur Uebung und Ausbildung ihrer körperlichen und geistigen Fähigkeiten anhält.

Digitized by Google

Soll nun aber trotz aller dieser beständig wirkenden Ursachen des Todes, trotz der Vergänglichkeit der einzelnen Individuen, die Existenz der organischen Schöpfung erhalten und gesichert werden, so bedarf es gewisser regelmäßiger Vorrichtungen zur Erneuerung der Individuen. Und alle diese Vorrichtungen, alle Thätigkeiten und Processe, welche durch Neubildung der einzelnen Geschöpfe den Bestand der gesammten organischen Schöpfung möglich machen, umfassen wir mit dem gemeinsamen Namen der Zeugung (generatio).

Das Zeugungsvermögen im Allgemeinen.

So weit wir mit Sicherheit beobachten können, ist diese Neubildung überall an die Existenz der bestehenden Lebensformen angeknüpft. Wir sehen, daß zu bestimmten Zeiten in den einzelnen Geschöpfen gewisse körperliche Bestandtheile sich absondern und — unter günstigen äußeren Umständen — allmälig zu neuen Individuen derselben Art sich entwickeln. Die lebendige Schöpfung, so sehen wir, wird dadurch erhalten, daß die einzelnen, an sich vergänglichen Geschöpfe die Fähigkeit der Fortpflanzung besitzen.

In früheren Zeiten, so lange die Vorgänge der Zeugung und Entwickelung nur unvollständig bekannt waren, hielt man die Fähigkeit der Fortpflanzung für eine beschränkte. Eine Menge von Thieren und Pflanzen ließ man ohne Beihülfe gleichartiger Individuen durch eine sogenannte Urerzeugung (generatio aequivoca s. spontanea) entstehen. Man lehrte, daß eine Substanz, die im Stande wäre, ein Geschöpf zu ernähren, unter gewissen Verhältnissen (bei Zutritt von Luft und Wasser) dieses auch ohne Weiteres aus sich erzeugen könne (Aristoteles). So ließ man Frösche und Aale aus dem Schlamme unserer Teiche und Flüsse hervorgehen, Raupen und Blattläuse aus den Säften der Pflanzen, Maden und Würmer aus faulenden Körpern u. s. w. Erst im siebenzehnten Jahrhundert, als die Untersuchungen von Redi, Valisnieri, Swammerdam u. A. auch für solche Fälle die Abstammung von gleichartigen Eltern mit Evidenz erwiesen hatten, fing man an, die Fähigkeit der Fortpflanzung als ein gemeinsames Attribut der organischen Geschöpfe zu betrachten. Und wirklich ist es den wichtigen und glänzenden Entdeckungen der neueren Zeit allmälig gelungen, die Wahrheit dieses Satzes zu allgemeiner Geltung zu erheben. Allerdings giebt es zahlreiche Geschöpfe, die es niemals zu der Production einer Nachkommenschaft bringen, aber immer sind das nur gewisse einzelne Repräsentanten einer Lebensform, die in anderen Individuen auf gewöhnlichem Wege, durch Fortpflanzung, sich zu erhalten weiß.

Uebrigens nimmt man auch heute noch ziemlich allgemein für gewisse Geschöpfe neben der gewöhnlichen Fortpflanzung die Möglichkeit einer Urerzeugung in Anspruch. Die Zahl dieser Geschöpfe ist jedoch eine außerordentlich kleine. Sie beschränkt sich auf die Eingeweidewürmer und Infusorien, auf jene Thiere, die sich durch Kleinheit, verborgenen Aufenthalt und Lebensweise mehr, als die übrigen, unseren bisherigen Nachforschungen entzogen haben, deren Fortpflanzung und Entwickelung auch wirklich zum Theil noch mehr oder weniger dunkel ist. Die Thatsachen, die für solche Annahme zu sprechen scheinen, werden wir späterhin einer besonderen Prüfung zu unterwerfen haben. Aber das wollen wir schon hier einstweilen bemerken, daß es keine directen Beweise sind, mit denen die Anhänger der Urerzeugung ihre Lehre stützen. Es handelt sich dabei nur um eine Erklärung gewisser Erschei-

Digitized by Google

nungen, und gelingt dieſe ſonſt auf naturgemäßem Wege, ſo haben wir doch wahrlich keinen Grund, zu einer Hypotheſe zu greifen, die mit den übrigen directen Erfahrungen in einem grellen Widerſpruch iſt.

Verſchiedenheiten in der Fruchtbarkeit der Thiere.

Schon der oberflächlichſte Blick in den Haushalt der Natur wird uns die Ueberzeugung gewähren, daß, trotz der Gemeinſchaft der Fortpflanzung, das Zeugungsvermögen ſehr ungleich über die einzelnen Arten vertheilt iſt. Es giebt Geſchöpfe, die in wenigen Tagen und Wochen eine ungeheure Nachkommenſchaft hervorbringen, und andere, die zur Production eines einzigen Sprößlings eines Zeitraums von mehreren Monaten und Jahren bedürfen. Während der Elephant in 3—4 Jahren nur ein Junges gebiert, hat man die Nachkommenſchaft eines trächtigen Kaninchens in derſelben Zeit auf mehr als eine Million berechnet (Burdach). Die Nachkommen einer Blattlaus, Aphis, betragen nach einigen Wochen ſchon mehrere tauſend Millionen (Bonnet), und die einer Vorticelle ſogar nach vier Tagen 140 Billionen (Ehrenberg). Freilich gelten ſolche Berechnungen nur unter der Vorausſetzung einer ungefährdeten Exiſtenz und Entwickelung, wie ſie wohl ſchwerlich jemals im Haushalt der Natur ſich realiſirt finden. Mögen ſie aber immerhin der Wirklichkeit gegenüber als illuſoriſch erſcheinen, ſo ſind ſie doch ein ſprechendes Zeugniß für die Größe der Verſchiedenheiten, die in der Fruchtbarkeit der einzelnen Thierformen vorkommen.

Die Zahlen, die wir hier zuſammengeſtellt haben, bezeichnen übrigens nicht bloß die nächſten Nachkommen der genannten Thiere, ſondern auch zugleich die der folgenden Grade, ſo viele deren in einem beſtimmten Zeitraum geboren werden. Ihre Größe richtet ſich alſo nicht bloß ausſchließlich nach der individuellen Fruchtbarkeit, ſondern auch nach anderen Momenten, namentlich nach dem Alter, in welchem die Nachkommen eines Thieres ſelbſt wiederum die Fähigkeit der Fortpflanzung erhalten. Wenn es ſich nun aber, wie in dem gegenwärtigen Falle, darum handelt, das Zeugungsvermögen der einzelnen Thiere unter einander zu vergleichen, ſo müſſen wir dieſe anderweitigen Momente außer Acht laſſen. Zu einem ſolchen Zwecke bedarf es nur der Kenntniß von der relativen Größe der Fruchtbarkeit. Es genügt hier, zu wiſſen, wie oft die Zeugungsacte der einzelnen Thiere innerhalb eines gewiſſen Zeitraumes wiederkehren, und wie viele Nachkommen in einem jeden dieſer Acte geboren werden.

Leider ſind unſere Kenntniſſe über die numeriſchen Verhältniſſe der Fortpflanzung noch außerordentlich unſicher und lückenhaft. Nur von den höheren Thieren, den Säugethieren und Vögeln, kennen wir die Zahl der jährlichen Nachkommen mit leidlicher Genauigkeit. Für die niederen Thiere fehlen dagegen faſt alle Anhaltspunkte. Wir wiſſen höchſtens, wie viele Nachkommen in einem Acte erzeugt werden, aber nur von wenigen, wie oft ſich dieſe Acte in einem Jahre etwa wiederholen.

Für einen ungefähren Ueberblick über die relativen Verſchiedenheiten in der Fruchtbarkeit der Thiere mag die nachſtehende Tabelle, die ich nach vielen zerſtreuten, nicht ſelten bedeutend abweichenden Angaben verſchiedener Forſcher, auch nach manchen eigenen (durch * markirten) Beobachtungen zuſammengeſtellt habe, ausreichen.

Digitized by Google

Säugethiere [1]).

Mensch	jährlich	1 Mal	1	Junges.
Orang	»	1 »	1	»
Löwe	»	1 »	3—4	Junge.
Leopard	»	1 »	4—5	»
Wilde Katze . . .	»	1 »	4—6	»
Hauskatze . . .	»	2 »	3—6	»
Wolf	»	1 »	4—6	»
Fuchs	»	1 »	4—7	»
Haushund . . .	»	2 »	4—9	»
Fischotter . . .	»	1 »	2—3	»
Steinmarder . .	»	1 »	3—5	»
Frettchen	»	2 »	5—8	»
Bär	»	1 »	2—3	»
Dachs	»	1 »	3—5	»
Igel	»	1 »	4—6	»
Maulwurf	»	2 »	3—5	»
Spitzmaus . . .	»	2—3 »	5—10	»
Fledermaus . . .	»	1—2 »	1—2	»
Elephant . . .	alle 3—4	Jahre 1 Mal	1	Junges.
Pferd	» 2	» 1 »	1	»
Wildschwein . .	jährlich	1 Mal	4—6	Junge.
Hausschwein . .	»	2 »	6—12	» (u. darüber).
Kameel	alle 2	Jahre 1 Mal	1	Junges.
Lama	jährlich	1 Mal	1	»
Kuh	»	1 »	1	»
Schaf	»	1—2 »	1(—2)	Junge.
Ziege	»	1 »	1—3	»
Reh	»	1 »	1(—2)	»
Hirsch	»	1 »	1	Junges.
Biber	»	1 »	2—3	Junge.
Murmelthier . .	»	1 »	3—4	»
Eichhörnchen . .	»	1—2 »	3—6	»
Hase	»	2—3 »	2—5	»
Zahmes Kaninchen .	»	5—8 »	4—7	»
Hamster	»	2—3 »	4—8	»
Ratte	»	3—5 »	4—10	»
Maus	»	4—6 »	4—10	»
*Meerschweinchen .	»	6 »	3—5	»

Vögel [2]).

Kondor	jährlich	1 Mal	2	Eier.
Steinadler . . .	»	1 »	2—3	»
Bussard	»	1 »	3—4	»
Jagdfalke . . .	»	1 »	3—4	»
Taubenhabicht . .	»	1 »	4	»

[1]) Vergl. namentlich Buffon, Oeuvres complets. Brux. T. IX. p. 30. 31.

[2]) Vergl. Tiedemann, Anat. u. Naturgesch. der Vögel, II. S. 63, und Marcel de Serres. Annal. de scienc. natur. 1840. T. XIII. p. 164.

Digitized by Google

Thurmfalke . . .	jährlich	1	Mal	5	Eier.
Zwergfalke . . .	»	1	»	5—6	»
Uhu	»	1	»	2—3	»
Zwergohreule . . .	»	1	»	4—5	»
Aras	»	1	»	2	»
Amazonen-Papagei .	»	1	»	3	»
Sperlings-Papagei .	»	1	»	4	»
Kolkrabe	»	1	»	3—5	»
Krähe	»	1—2	»	3—6	»
Dohle	»	1—2	»	4—7	»
Elster	»	2	»	4—5	»
Holzhäher	»	2	»	5—6	»
Staar	»	2	»	5—7	»
Pirol	»	2	»	4	»
Krammetsvogel . .	»	1—2	»	5	»
Bachstelze	»	2	»	5—6	»
Rothschwänzchen . .	»	2	»	5—7	»
Grasmücke	»	2	»	6—8	»
Zaunkönig	»	2	»	7—9	»
Goldhähnchen . . .	»	2	»	8—12	»
Bartmeise	»	2	»	8—14	»
Goldammer . . .	»	2	»	4—5	»
Kreuzschnabel . . .	»	2	»	3—5	»
Sperling	»	2—3	»	4—6	»
Grünling	»	2	»	5	»
Buchfink	»	2	»	5	»
Distelfink	»	2	»	4—6	»
Nachtschwalbe . .	»	1	»	2	»
Thurmschwalbe . .	»	1	»	3—4	»
Hausschwalbe . . .	»	2—3	»	4—5	»
Schwarzspecht . . .	»	1	»	3—4	»
Buntspecht	»	1	»	4—6	»
Wendehals	»	1	»	6—9	»
Baumläufer . . .	»	2	»	6—10	»
Strauß	»			12—18	»
Trappe	»	1	»	3—4	»
Pfau	»	1	»	8—12	»
Perlhuhn	»	1	»	16—20	»
Goldfasan	»	1	»	12—20	»
Haushuhn	»	nach und nach bis 100 und mehr.			
Auerhuhn	»	1	Mal	8—12	Eier.
Haselhuhn . . .	»	1	»	12—15	»
Rebhuhn	»	1	»	15—20	»
Wachtel	»	1	»	10—16	»
Holztaube	»	2—3	»	2	»
Haustaube	»	6—8	»	2	»
Kranich	»	1	»	2	»
Storch	»	1	»	2—4	»
Fischreiher	»	1	»	3—4	»
Rohrdommel . . .	»	1	»	4—6	»
Waldschnepfe . . .	»	1	»	4—5	»

Digitized by

Wasserhuhn	jährlich	1 Mal	8—14 Eier.
Schwan	»	1 »	4—6 »
Wildgans	»	1 »	6—8 »
Saatgans	»	1 »	9—12 »
Wildente	»	1 »	10—16 »
Hausente	»	nach und nach	40—50 »
Albatros	»	1 Mal	1 Ei.
Möve	»	1 »	2 Eier.
Seeschwalbe	»	1 »	3 »
Lumme	»	1 »	1 Ei.
Seetaucher	»	1 »	2 Eier.
Steißfuß	»	1 »	3—5 »
Pinguin	»	1 »	1—2 »

Amphibien.

Krokodil	jährlich		40—70 Eier.
Leguan	»		12—24 »
*Agame	»		12 »
*Gem. Eidechse	»	1 Mal	8—12 »
*Lacerta vivipara	»	1 »	6—10 Junge.
Chamäleon	»		30 Eier.
*Blindschleiche	»	1 »	8—15 Junge.
*Glattnatter	»	1 »	6—12 »
*Ringelnatter	»	1 »	20—35 Eier.
*Kreuzotter	»	1 »	8—15 Junge.
Trigonocephalus lanceolatus	»	1 »	an 90 »
Landschildkröte [1]	»	1 »	8—12 Eier.
Flußschildkröte	»	1 »	20—30 »
Seeschildkröte	»	1 »	100—180 »
*Frosch	»	1 »	2500—3800 Eier.
*Geburtshelferkröte	»	1 »	50—90 Eier.
*Pipa	»	1 »	40—70 »
Landsalamander	»	1 »	40—80 Junge.
Wassersalamander	»	nach und nach	bis 300 Eier u. darüber.

Fische [2].

Dornhai	jährlich	2—3 Mal	4—6 Junge.
Squalus catulus	»	2 »	9—13 »
Zitterrochen	»	2 »	2—6 »
Hausen	»	etwa	3000000 Eier.

[1]) Ueber die Fruchtbarkeit der Schildkröten vergl. Fr. Tiedemann: Ueber das Ei und den Fötus der Schildkröten.

[2]) Vergl. Bloch, ökonom. Naturgesch. der Fische Deutschlands. Berlin 1782. (Die Angaben beruhen auf Schätzungen der Eierstockseier, wobei auch die kleinern und unentwickelten, die vielleicht erst nach Jahren geboren werden, mitgezählt sind. So giebt Bloch z. B. die Nachkommenschaft der Schleihe in einem Jahr auf 297000 an. Er hat so viele Eier in den 6 Loth schweren reifen Eierstöcken gefunden. Nach meinen Berechnungen aber können hierin höchstens 70000 reife Eier gewesen sein. Die reifen Eierstöcke des Seehasen sollen bei einem Gewichte von 60 Loth 200000 Eier enthalten, während schon 150000 ausgebildete Eier 60 Loth wiegen.)

Digitized by Google

Accipenser stellatus .	jährlich	etwa	40000 Eier.
Kabliau (Bl.) . . .	»	»	4000000 »
Quappe (Bl.) . . .	»	»	120000 »
Lachs (Bl.) . . .	»	»	27000 »
Hecht (Bl.) . . .	»	»	130000 »
Karpfen (Bl.) . .	»	»	330000 »
Karausche (Bl.) . .	»	»	93000 »
Barbe (Bl.) . . .	»	»	8000 »
Schleihe (Bl.) . .	»	»	290000 »
Gibel (Bl.) . . .	»	»	300000 »
Rothauge (Bl.) . .	»	»	90000 »
*Anableps . . .	»	»	50—60 Junge.
*Aalmutter . . .	»	»	200 »
*Stichling . . .	»	»	200 Eier.
Barsch (Bl.) . . .	»	»	260000 »
Seehaase (Bl.) . .	»	»	200000 »
*Syngnathus viridis .	»	»	150—180 »
*Syngnathus ophidion	»	»	300—400 »

Mollusken.

*Octopus vulgaris .	jährlich	etwa	600—1000 Eier.
*Papiernautilus . .	»	»	18000 »
*Gartenschnecke . .	»	»	30—70 »
*Teichhornschnecke .	»	10—15 Mal	80—110 Eier
Tritonia Ascanii .	»	etwa	200000 Eier.
Malermuschel . .	»	»	200000 »
Ostrea cristata . .	»	»	1000000 »
Arca Noae . . .	»	»	2000000 »

Arthropoden.

*Maikäfer . . .	jährlich	ein (?) Mal	25—40 Eier.
Spercheus	alle 3—4 Wochen		etwa 50 »
Seidenschmetterling .	jährlich	1 Mal	300—400 »
Weidenbohrer . .	»	1 »	an 1000 »
*Abendpfauenauge .	»	etwa	180—250 »
Weißling	»	»	250—300 »
*Stubenfliege . .	alle 2—3 Wochen		50—70 »
Bettwanze . . .	jährlich	mehrmals	60—80 »
Blattlaus	in 8 Tagen		70—90 Junge.
*Heuschrecke . . .	jährlich	2—3 Mal	60 Eier.
Termite	»	etwa	80000 »
Honigbiene . . .	»	nach und nach etwa	6—10000 Eier.
Ameise	»	» » » »	4—5000 »
Skorpion	»	etwa	30—50 Junge.
*Kreuzspinne . . .	»	»	1600 Eier.
Flußkrebs	»	»	200 »
*Palaemon serratus .	»	»	2250 »
*Maja squinado . .	»	»	49000 »
*Carcinus maenas .	»	»	bis 3000000 »
*Ligia oceanica . .	»	wenigstens 2 Mal	100 »

Digitized by Google

*Nerocila bivittata . .	jährlich wenigstens 2 Mal	500 Eier.
Cyclops	monatlich 3 Mal etwa	40 »

Würmer.

Terebella	jährlich 2 Mal (?)	viele tausend Eier.
Clepsine	» 5—7 Mal	20—40 »
*Mesostomum Ehrenbergii	etwa alle 14 Tage	20—35 »
*Distomum variegatum .	jährlich mehrmals	12—15000 »
Ascaris lumbricoides . .	» viele (64?)	Millionen »
Spiroptera nasicola . . .	»	3—4000 Junge.
Echinorhynchus gigas . .	» etwa	100000 Eier.
Bothriocephalus latus . .	» reichlich	1000000 Junge.

Strahlthiere.

*Echinus sphaera . . .	jährlich 2 Mal	wenigstens 500000 Eier.
*Echinaster Sarsii . . .	»	20—50 Junge.
Süßwasserpolyp	in 2 Monaten	40—50 Sprossen.

Schon frühere Beobachter haben aus solchen Zusammenstellungen den Schluß gezogen, daß die jedesmalige Fruchtbarkeit der Thiere nicht etwa regellos durch zufällige Verhältnisse bestimmt werde, sondern auf das Innigste mit der Organisation und Lebensweise der einzelnen Formen zusammenhänge. So war es namentlich Buffon, der zuerst in gebührender Weise darauf hinwies, daß die kleineren Thierformen im Allgemeinen ungleich fruchtbarer seien, als die größeren. In der That ist das eine Bemerkung, die sich nicht bloß etwa da im Allgemeinen als wahr bewährt, wo wir die Durchschnittsgrößen der Thiere in den einzelnen Abtheilungen mit der durchschnittlichen Fruchtbarkeit ihrer Glieder zusammenhalten, sondern da besonders in ihrer ganzen gewichtigen Bedeutung hervortritt, wo es sich bei solcher Vergleichung um die einzelnen verwandten Formen einer kleineren Thiergruppe handelt. Je mehr die betreffenden Geschöpfe in Bau und Lebensweise übereinstimmen, desto sicherer dürfen wir nach den Verschiedenheiten der Körpergröße schon im Voraus die Verschiedenheiten der Fruchtbarkeit erschließen. Allerdings giebt es auch zahlreiche und oftmals sehr auffallende Ausnahmen von diesem Gesetz, aber das kann doch am Ende nicht mehr beweisen, als daß außer der Körpergröße noch mancherlei andere Momente bestimmend und maßgebend auf die Fruchtbarkeit einwirken. In solchen Fällen liegt es ja nahe, an die Verschiedenheiten in der Nahrungsbeschaffenheit und der Nahrungsweise, in der Brutpflege, dem Organisationsgrade u. s. w. zu denken, an Verhältnisse, deren Einfluß auf die Größe der Fruchtbarkeit gelegentlich auch von Tiedemann, Burdach u. A. schon hervorgehoben worden ist. Bei weiterer Ueberlegung werden wir indessen ziemlich bald zu der Ueberzeugung kommen, daß alle diese früheren Angaben kaum etwas Anderes, als einzelne empirische Abstractionen enthalten, die, wenn wir auch ihre Berechtigung zugeben, doch an sich noch keineswegs das wissenschaftliche Verständniß derjenigen Thatsachen sichern und erschließen, um die es sich bei der vorliegenden Frage handelt. Es gilt hier vor Allem, die näheren und entfernteren Bedingungen der Fruchtbarkeit einzeln festzustellen, die Größe ihres Werthes auf erfahrungsmäßigem Wege so weit es angeht zu bestimmen und die etwaigen Schwankungen desselben sodann zu den übrigen Lebenserscheinungen in Beziehung zu bringen.

Digitized by Google

Eine wissenschaftliche Analyse dieser Frage darf nicht ohne Weiteres an die Zahl der Nachkommen anknüpfen, sondern zunächst nur an das Zeugungsmaterial, das in die neue Brut sich verwandelt und, wie wir wissen, zu diesem Zwecke von den Eltern geliefert wird. Für die individuellen Bedürfnisse der Eltern geht dieses Material natürlicher Weise verloren: es erscheint als ein Ueberschuß, der dadurch entsteht, daß die ernährenden Thätigkeiten über das hinaus wirken, was für die Erhaltung der eigenen Existenz nothwendig ist. Die Menge dieses Zeugungsmaterials ist für die Größe der Nachkommenschaft begreiflicherweise nicht gleichgültig. Je mehr davon in einer gewissen Zeit erübrigt werden kann, desto fruchtbarer wird ein Thier sein. Natürlich gilt dieses nur unter der Voraussetzung, daß die materiellen Ansprüche, die während der Entwickelung von den einzelnen Thierformen an die Eltern gestellt werden und erfüllt werden müssen, wenn die Entwickelung selbst in gehöriger Weise bis zum Ende geführt werden soll, keinerlei Abweichungen darbieten. Finden sich solche, so werden sie begreiflicherweise gleichfalls auf die Zahl der Nachkommen zurückwirken.

Durch diese Ueberlegung kommen wir zu dem Resultate, daß die Fruchtbarkeit eines Thieres zunächst bestimmt wird, einmal:

von der Größe des Bildungsmateriales, das während einer gewissen Zeit in dem Getriebe des individuellen Lebens erspart wird, und sodann:

von der Größe der materiellen Bedürfnisse während der embryonalen Entwickelung.

Bezeichnen wir die erstere mit m, die andere mit n, so erhalten wir mit der Formel $\frac{m}{n} = f$ den Ausdruck für die Größe der producirten Nachkommenschaft.

Wenn wir einmal annähmen, daß ein jeder Volumtheil Thier, in welcher Form er uns auch entgegenträte, in einer gewissen Zeit den gleichen Ueberschuß an Bildungsmaterial gewönne, daß er ferner auch zu seiner Entwickelung die gleiche Menge von Bildungsmaterial in Anspruch nehme und diese von seinen Eltern empfange, so würde die Fruchtbarkeit der Thiere unter allen Umständen dieselbe sein müssen. Ein Geschöpf, dessen Körpervolumen das Volumen eines anderen um das Zehnfache übertrifft, würde dann allerdings in derselben Zeit eine zehnmal größere Menge von Bildungssubstanz erübrigen, aber dabei auch für eine gleiche Zahl von Nachkommen das Zehnfache an Material verbrauchen.

Daß unsere Voraussetzung dem Thatbestande nicht entspreche, brauchen wir kaum besonders zu bemerken. Die Fruchtbarkeit der Thiere zeigt ja die größten Verschiedenheiten. Ob diese nun aber ausschließlich durch den einen oder anderen jener beiden Factoren, durch m oder n, ob sie durch beide gemeinsam bedingt werden und in welcher Weise, das kann nur eine weitere Beobachtung entscheiden.

Um das Material für die Entscheidung dieser Frage herbeizuschaffen, habe ich eine Reihe von Untersuchungen und Berechnungen angestellt, die ich in Folgendem mittheilen werde. Zunächst kam es darauf an, die

Größe des producirten Bildungsmateriales

zu bestimmen und zwar in einer Weise, die eine eben so schnelle als übersichtliche Vergleichung zuläßt. Ich habe zu dem Zwecke bei einer nicht ganz unbeträchtlichen Anzahl von Thieren sowohl das Gewicht der in einem Jahr

Digitized by Google

producirten Eier oder Jungen, als auch das Gewicht der Mutter (nach dem Gebären) ermittelt, und das erstere sodann in allen Fällen auf ein gleiches Maß, auf 100 Gr. Körper, reducirt. Wo die jährlichen Nachkommen eines Thieres auf ein Mal geboren werden, da hat diese Bestimmung keine Schwierigkeiten. Größere da, wo mehrere Zeugungsacte oder gar eine ganze Reihe derselben in dem Zeitraume eines Jahres sich wiederholen. In solchen Fällen habe ich mich darauf beschränken müssen, bei meinen Berechnungen die erfahrungsmäßig bekannte Durchschnittszahl der jährlichen Nachkommen zu Grunde zu legen.

Natürlich nehme ich für meine Resultate keine andere Berechtigung in Anspruch, als die, welche solche Bestimmungen überhaupt haben. Ich weiß sehr wohl, daß bei der eingeschlagenen Methode die verschiedenartigsten Bedenken sich geltend machen, daß immer nur ein approximativ richtiges Resultat daraus hervorgeht. Das Gewicht der Thiere (und Eier) beruht zum Theil auf Massen von verschiedenem physiologischen Werthe. Bei einem Skeletthiere haben 100 Gr. Körper eine andere Bedeutung, als bei einem skeletlosen u. s. w. Auch bei den Eiern sind solche Verschiedenheiten, namentlich in Bezug auf den Gehalt an Salzen (Kalkschale u. s. w.) und an Wasser, eben nicht selten [1]) Dazu kommt noch, daß das Gewicht der Thiere in den verschiedenen Lebensaltern, unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen u. s.w., häufig sehr beträchtlich wechselt, ohne daß sich die Menge des producirten Bildungsmaterials dabei immer in entsprechender Weise veränderte.

Auf dem angedeuteten Wege habe ich nun Folgendes gefunden. Für die

Säugethiere.

Namen.	Körpergewicht (in Grammen).	Jährl. Production von Bildungsmaterial (in Grammen).	Zahl der jährl. Nachkommen.	Gewicht eines einzigen Nachkommen (in Grammen).	Relative Größe der Productivität.
Mensch	55000	4000	1	4000	100 : 7,3
Hund	22000 [2])	7920	18	440	100 : 36
Pferd	325000	25000	1/2	50000	100 : 7,7
Kuh	175000	35000	1	35000	100 : 20
Schaaf	50000	9000	2	4500	100 : 18
Schwein	90000	48000	20	2400	100 : 53
Meerschweinchen . . .	600	1320	24	50 [3])	100 : 200
Maus	20	59	35	1,7	100 : 295
Fledermaus	35	10	2	5	100 : 30

[1]) So nimmt das Gewicht der Eier, die in die feuchte Erde oder das Wasser abgelegt werden, allmälig — und oftmals um ein sehr Ansehnliches (bei dem Frosch um mehr als das Zehnfache) — zu. Umgekehrt verlieren die Eier an Gewicht, sobald sie der Luft ausgesetzt sind. Um diese zum Theil gewiß nur zufälligen und bedeutungslosen Schwankungen außer Spiel zu lassen, habe ich die Eier, wo es anging, sogleich nach dem Legen (bei den Fröschen aus dem sogenannten Uterus, bei den Fischen aus dem Ovarium) gewogen. Ebenso habe ich bei den lebendig gebärenden Arten natürlich das Gewicht der ausgetragenen Jungen — auch bei den sogenannten Ovoviviparen, deren Eier Anfangs nur etwa 1/2 ihres späteren Gewichtes haben — zu Grunde gelegt.

[2]) Ein großer, wohlgenährter Jagdhund, der 10 Junge trug.

[3]) Das Gewicht der Neugebornen zeigt beträchtliche Schwankungen. Wo die Zahl der Jungen geringer ist, ist das Gewicht mitunter ansehnlich größer. Das angeführte Gewicht ist das mittlere, wenn 4 oder 5 Junge geboren werden. Beträgt die Zahl nur 2, so steigt das Gewicht nicht selten bis auf 90 Gr.

Digitized by

Vögel.

Namen.	Körpergewicht (in Grammen).	Jährl. Production von Bildungsmaterial (in Grammen).	Zahl der jährl. Nachkommen.	Gewicht eines einzigen Nachkommen (in Grammen).	Relative Größe der Productivität.
Buſſard	1100	180	3	60	100 : 13
Taubenhabicht . . .	950	224	4	56	100 : 23,5
Thurmfalke	270	100	5	20	100 : 37
Nebelkrähe	360	143	8	18	100 : 40
Dohle	238	150	10	15	100 : 63
Pirol	74	51	8	7,4	100 : 69
Rothſchwänzchen . . .	16	18,7	11	1,7	100 : 117
Grasmücke	13	19,6	14	1,4	100 : 150
Hausſchwalbe	16	21	11	1,9	100 : 136
Goldammer	26	27	9	3	100 : 104
Sperling	25	27,6	12	2,3	100 : 120
Grünling	22	21	10	2,1	100 : 95,4
Buchfink	20	19	10	1,9	100 : 95
Diſtelfink	18	16,5	11	1,5	100 : 92
Kanarienvogel . . .	17	19	12	1,6	100 : 112
Strauß [1])	40000	21600	18	1200	100 : 54
Puter	2400	1960	20	98	100 : 82
Neſthuhn	900	880	20	44	100 : 100
Leghuhn	900	4400	100	44	100 : 500
Rebhuhn	208	220	18	12,2	100 : 106
Wachtel	93	122	14	8,7	100 : 120
Haustaube	350	259	14	18,5	100 : 74

Amphibien.

Agame	21,6	13,56	12	1,13	100 : 63
Gem. Eidechſe . . .	11	7	9	0,8	100 : 63,6
Lacerta crocea . . .	4,4	1,8	6	0,3	100 : 41
Blindſchleiche	9	4,16	8	0,52	100 : 46
Ringelnatter	330	150	30	5	100 : 45,5
Glattnatter	77	36	12	3	100 : 49,3
Pipa	57	13,6	40	0,34	100 : 24
Froſch	52	8	2800	0,003	100 : 15,5
Geburtshelferkröte . .	5,5	1	60	0,017	100 : 18
Landſalamander . . .	30	5	50	0,1	100 : 16,6

[1]) Nach den Angaben von Buffon.

Digitized by Google

Fische[1]).

Namen.	Körpergewicht (in Grammen).	Jährl. Production von Bildungsmaterial (in Grammen).	Zahl der jährl. Nachkommen.	Gewicht eines einzigen Nachkommen (in Grammen).	Relative Größe der Productivität.
Torpedo marmorata	582	120	4	30	100 : 20,6
Accipenser stellatus	17500	4125	?	?	100 : 23
Barsch	590	120	?	?	100 : 20,4
Stichling	1,23	0,3	180	0,0017	100 : 24,4
Seehaase	676	295	47200	0,006	100 : 43,6
Aalmutter	23	3,3	60	0,055	100 : 14,3
Cyprinus jeses	750	195	?	?	100 : 26
Cyprin. ballerus	500	180	?	?	100 : 36
Schleihe	150	30	15000	0,002	100 : 20
Anableps	115	20	50	0,4	100 : 17,3
Häring	164	37	47000	0,0008	100 : 23
Luapre	515	80	60000	0,0013	100 : 15
Petromyzon marinus	470	135	?	?	100 : 23
Mollusken.					
Octopus	420	40	400	0,1	100 : 10
Papiernautilus	27	5,25	18000	0,0003	100 : 20
Gartenschnecke	29	12,9	56	0,23	100 : 45
Teichhornschnecke	5,5	2,4	1200	0,002	100 : 44
Tritonia Ascanii	9	3,6	200000	0,000034	100 : 40
Arthropoden.					
Maikäfer	1	0,32	36	0,009	100 : 32
Seidenschmetterling	1,2	0,25	350	0,0007	100 : 21
Abendpfauenauge	0,8	0,416	180	0,002	100 : 52
Heuschrecke	2	1,50	150	0,01	100 : 75
Kreuzspinne	0,5	1	1600	0,0006	100 : 200
Flußkrebs	20	1,5	150	0,01	100 : 8
Palaemon serratus	3,9	0,6	2250	0,00027	100 : 15,5
Maja squinado	38	4,9	49000	0,0001	100 : 13
Carcinus maenas	800	120	3000000	0,00004	100 : 16
Ligia oceanica	0,33	0,28	180	0,0015	100 : 85
Nerocila bivittata	1,43	1,84	1000	0,002	100 : 127
Strahlthiere.					
Echinaster Sarsii	0,68	0,024	44	0,0005	100 : 4

[1]) Nur bei dem Zitterrochen, dem Stichling, der Schleihe und dem Seehaasen haben directe Gewichtsbestimmungen der entleerten Eier stattgefunden. Bei den übrigen ist die Bestimmung nach dem Gewichte des reifen Eierstocks vorgenommen, und zwar dergestalt, daß dabei etwas mehr als $\frac{1}{3}$ des Gesammtgewichts für die rückbleibenden Häute und unentwickelten Eier in Abzug gebracht wurde. Durch die Untersuchungen am Stichling, an der Schleihe und auch den Fröschen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, daß man nach dieser Methode das Gewicht der producirten Eier annäherungsweise ganz richtig bestimmen kann. — Für Accipenser stellatus sind die Angaben von Brandt und Ratzeburg, für Cyprinus jeses und C. ballerus die von Bloch zu Grunde gelegt worden.

Digitized by Google

Was aus den voranstehenden Angaben zunächst in unverkennbarer Weise hervorgeht, ist die Thatsache, daß die relative Größe der Productivität bei den einzelnen Thierformen lange nicht jene zahlreichen, auffallenden und extremen Verschiedenheiten darbietet, wie wir sie oben in der relativen Größe der Fruchtbarkeit kennen gelernt haben. Indessen sind die Differenzen, die hier vorkommen, immer noch auffallend genug, um uns zu einer weiteren Ueberlegung zu veranlassen.

Das Material, von dessen Größe es sich handelt, ist, wie schon früher erwähnt worden, ein überschüssiges Product der nutritiven Thätigkeiten. Es ist gewissermaßen ein Capital, das im Getriebe des individuellen Lebens allmälig erübrigt und für andere Zwecke bestimmt wird. *Je günstiger sich das Verhältniß zwischen Erwerb und Verbrauch, die Bilanz zwischen den Einnahmen und Ausgaben gestaltet, desto schneller wird dieser Ueberschuß natürlich herbeigeschafft werden, desto mehr das zurückgelegte Capital in bestimmter Zeit anwachsen.* Verschiedenheiten in dem individuellen Haushalte der Thiere sind es also, auf welche sich die Schwankungen in der Production des Bildungsmaterials werden zurückführen lassen.

So lange wir die Rechnung, auf der die Existenz der Thierformen beruht, noch nicht mit allen einzelnen Factoren nachzurechnen verstehen, wird uns freilich immer noch Vieles in dem individuellen Haushalte derselben dunkel und räthselhaft erscheinen. Aber schon das Wenige, das wir davon kennen, bietet uns für die gegenwärtigen Zwecke manchen willkommenen Aufschluß.

Sehen wir auf die *Betriebskosten* der thierischen Maschine, so ist es augenscheinlich, daß die Hauptausgaben unter die Rubrik für die *Erzeugung der Bewegungskraft* fallen. Je schwieriger die Locomotion unter den einmal gegebenen Verhältnissen ist, desto mehr (Kraft und) kraftproducirendes Material wird sie in Anspruch nehmen, desto mehr also auch den etwa sonst zu bildenden Ueberschuß beeinträchtigen.

Die Schwierigkeiten der Bewegung richten sich nun vornehmlich nach der Größe (dem Gewichte) des zu bewegenden Körpers. Schon *Bergmann*, dem wir in dieser Hinsicht überhaupt so manchen bedeutungsvollen Wink verdanken, hat in eben so scharfsinniger als überzeugender Weise dargethan (über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere, S. 101), daß das Verhältniß zwischen Bewegungskraft und Masse bei den Thieren sich mit zunehmender Größe immer ungünstiger gestalten müsse, da das Körpergewicht bei der Vergrößerung im Cubus, die Bewegungskraft dagegen, die nicht durch das Gewicht, sondern nur durch den Querschnitt des Muskels bestimmt wird (vergl. *Weber*, Art. Muskelbewegung, Hdwb. Bd. III. Abth. 2. S. 84), lediglich im Quadrat wächst. Soll das größere Thier sich (relativ) eben so schnell bewegen, als das kleinere — und bei verwandten Lebensformen dürfen wir dieses wohl annäherungsweise als nothwendig voraussetzen —, so wird es auch für seine individuelle Erhaltung einen immer größeren Theil des erworbenen Nahrungsmaterials verwenden müssen. Der Betrag dieser Mehrausgaben wächst natürlicher Weise nicht in einfach geometrischer Progression, sondern in einer arithmetischen, und darnach wird es denn begreiflich, warum *die Production des Zeugungsmaterials mit der Größe der Thiere so beträchtlich abnimmt.*

Wollte man indessen einfach nach dem angedeuteten Verhältniß eine Scala für die Productivität der Thiere construiren und alle, auch die hete-

Digitized by Google

rogenſten Formen, in dieſelbe einreihen, ſo würde man Werthe bekommen, die oftmals von den wirklichen Productionswerthen ſehr beträchtlich abweichen. Nur innerhalb der kleineren Kreiſe, bei verwandten Bildungen (Säugethiere, Vögel), würde ſich unſer Geſetz annäherungsweiſe bewahrheiten. Nicht etwa, daß es überhaupt keine allgemeine Geltung hätte, es wird dadurch nur das bewieſen, daß um dieſes unabänderliche Geſetz herum noch eine Anzahl anderer Verhältniſſe ſpielen, die einen wechſelnden, größern oder geringern Werth haben und den Einfluß der Körpermaſſe bald heben, bald auch eliminiren können.

Es iſt leicht einzuſehen, daß die Körpermaſſe der Thiere nicht das ausſchließliche Maß für die Schwierigkeit der Bewegung und die Größe des Kraftverbrauches bei derſelben darſtellt. Was außer ihr noch ſonſt in Betracht kommt, ſind namentlich die Art der Bewegung und die äußeren Verhältniſſe, unter denen dieſelbe vor ſich geht. Allerdings ſind wir noch weit davon entfernt, die mechaniſchen Schwierigkeiten der einzelnen Bewegungsarten an ſich und in ihrer Beziehung zu den einzelnen Formen und Organiſationsverhältniſſen mit mathematiſcher Schärfe feſtzuſtellen, aber darüber kann wohl kein Zweifel obwalten, daß wirklich in dieſer Hinſicht zahlreiche und bedeutende Verſchiedenheiten exiſtiren. Ziemlich allgemein hat man ſich auch, und wohl mit Recht, für die Anſicht entſchieden, daß von allen Bewegungsarten der Flug am ſchwierigſten ſei. Unſere Productionstabelle ſcheint freilich auf den erſten Blick für dieſe Behauptung keine Anhaltspunkte zu gewähren. Die Vögel (und Inſecten) gehören vielmehr gerade zu den productivſten Geſchöpfen. Allein wir müſſen nur bedenken, daß die Schwierigkeiten einer Bewegungsart durch gewiſſe Vorrichtungen und Organiſationsverhältniſſe bedeutend verringert und vielleicht ſogar vollſtändig beſeitigt werden können. Und wirklich ſind die Vögel (und Inſecten) durch die Eigenthümlichkeiten ihres Baues in augenſcheinlicher Weiſe ihren äußeren Lebensbedingungen angepaßt. Die Fledermäuſe, die dieſer mechaniſchen Vortheile nicht in demſelben Maße theilhaftig geworden ſind und dennoch, gleich den Vögeln, fliegen, zeigen dagegen (vergl. unſere Angaben) im Verhältniß zu ihrer Größe eine außerordentlich geringe Productivität, die gewiß zum großen Theil auf Rechnung ihrer Bewegungsart kommen dürfte. Eine Beſtätigung unſerer Anſicht finden wir darin, daß auch unter den Vögeln gerade diejenigen Arten und Gruppen durch ihre Productivität ſich auszeichnen, die nur ſelten oder niemals fliegend ſich bewegen, wie die Hühnervögel und Strauße.

In dem Verbrauch an Muskelkraft bei der Bewegung haben wir nun freilich einen ſehr bedeutenden, in der That aber doch nur einen einzigen Poſten unter den Ausgaben des thieriſchen Haushaltes kennen gelernt. Es giebt außerdem noch manche andere, die natürlich gleichfalls auf die Production des überſchüſſigen Bildungsmaterials influiren. Obenan unter dieſen ſteht die Ausgabe für das Wachsthum des Körpers, die namentlich in der erſten Zeit des Lebens ſo groß iſt, daß es nur unter beſonders günſtigen Umſtänden möglich wird, das Material für die Erzeugung einer Nachkommenſchaft zu erübrigen. Aehnliche Anſprüche macht die Mauſerung der Vögel (die in allen Fällen bekanntlich das Fortpflanzungsgeſchäft unterbricht), die Wärmebildung der Homöothermen (namentlich bei ſtrenger Winterkälte, in der z. B. die Hühner auch unter den günſtigſten äußeren Verhältniſſen aufhören, Eier zu legen), die Production des Spinnmaterials bei den Inſecten mit vollſtändiger Metamorphoſe (die z. B. bei dem Seidenwurm faſt 18 Proc.

Digitized by Google

des Körpergewichts beträgt und die Menge des Zeugungsmaterials — vergl. unsere Tabelle — dann natürlich bedeutend herabdrückt) u. s. w. Auch die mannigfachen Leistungen und Productionen, die der Mensch von vielen seiner Hausthiere (Arbeitskraft, Milch, Wolle — vergl. z. B. die Productivität des Schafes im Verhältniß zu der des Schweines — u. s. w), die er von sich selbst verlangt, müssen wir hier in Anschlag bringen. Wir dürfen ferner nicht vergessen, daß sich das Geschäft der Fortpflanzung keineswegs in allen Fällen ausschließlich auf die Production von Nachkommen beschränkt, sondern gewöhnlich auch noch mit einer Menge von eigenthümlichen Thätigkeiten und Lebensäußerungen verbunden ist. Bald werden zum Zwecke der Fortpflanzung die alten Wohnplätze und Aufenthaltsorte verlassen, es werden Wanderungen unternommen, Höhlen und Gänge gegraben oder Nester gebauet, um die junge Brut an geeigneten Stellen abzusetzen und gehörig zu schützen; bald werden die Eier bebrütet oder in besonderen Apparaten, auch wohl äußerlich am Körper, von den Mutterthieren umhergetragen, bis die Jungen vollständig erstarkt sind und ein selbstständiges Leben zu beginnen vermögen. Selbst nach der Geburt werden die Jungen nicht selten noch eine Zeitlang von ihren Eltern ernährt, sei es durch besondere Producte des mütterlichen Körpers (bei den Säugethieren durch Milch, bei den Tauben durch eine milch- oder rahmartige Substanz), sei es durch halbverdaute oder rohe Speisen. Alle diese Thätigkeiten verlangen natürlich einen Aufwand von Kraft und Material[1]), der ebenfalls nur aus dem Ueberschusse bestritten werden kann, welcher sonst für die Production einer neuen oder größeren Nachkommenschaft verwendet werden würde. Am augenscheinlichsten ist dieser Einfluß eines complicirteren Zeugungsgeschäftes in denjenigen Thiergruppen, welche neben einer Anzahl von eierlegenden Arten auch solche enthalten, die eine lebendige Brut gebären. Die Viviparen (z. B. Lacerta crocea, Blindschleiche, Anableps, Aalmutter u. a.) sind ganz allgemein sehr viel weniger productiv, als man nach ihrer Größe es erwarten sollte. Ebenso cessirt bekanntlich bei dem Haushuhn das Eierlegen von dem Momente an, in dem es zu brüten beginnt. Aehnliches gilt für die Säugethiere während der Lactationsperiode, wenigstens für die größeren, denen es verhältnißmäßig, wie wir oben gesehen haben, schwer fällt, einen Ueberschuß von Material zu gewinnen. Nur die kleineren Arten vermögen unter den gewöhnlichen Verhältnissen die gleichzeitigen Ausgaben von Milch und Zeugungsmaterial zu bestreiten. Und auch bei diesen wird das Zeugungsgeschäft nicht selten unterbrochen, sobald die Zahl der letztgeborenen Jungen das gewöhnliche Maß überschreitet (wie ich es oftmals bei der Maus, dem Meerschweinchen u. a. beobachtete).

Wir haben bisher in unserer Darstellung nur die Ausgaben der Thiere und ihre Beziehungen zu der Productivität berücksichtigt. In gleicher Weise richtet sich diese aber auch nach den Einnahmen. Sie resultirt, wie wir oben bemerkt haben, aus der Bilanz zwischen beiden.

Daß ein Thier unter sonst gleichen Verhältnissen um so productiver sein werde, je reichlicher seine Ernährung von Statten gehe, ist ein Satz, dessen Wahrheit wohl schwerlich jemals bezweifelt sein möchte. Schon die Erfahrungen, die wir täglich an den Hausthieren zu machen Gelegenheit haben, sprechen hier in überzeugender Weise. Nicht bloß, daß diese sehr allgemein eine mehr als doppelt so große Pro-

[1]) Ein Huhn von 672 Gr. Gewicht verlor während der 21tägigen Brüteperiode über 188 Gr. Vergl. Sacc, Ann. des scienc. natur. 1847. T. VIII. p. 171.

Digitized by Google

ductivität besitzen, als ihre ungezähmten Stammeltern (Schwein, Huhn), auch das ist eine bekannte Thatsache, daß man durch reichliche Nahrung die Productivität derselben noch bedeutend steigern kann. Es giebt Hennen, die unter solchen Umständen jährlich über 200 Eier legen, die also ihr eigenes Gewicht im Laufe eines Jahres etwa zehn Mal in Form von Eisubstanz erzeugen! Umgekehrt können wir durch Beschränkung der Nahrungszufuhr die Productivität derselben beliebig schwächen. Hiermit stimmt es auch überein, daß in fruchtbaren Jahren bekanntlich mehr Kinder, bei einer Hungersnoth dagegen weniger geboren werden (Burdach). Ebenso sah Trembley, daß die Süßwasserpolypen, wenn es ihnen an Nahrung fehlte, aufhörten, Sprossen zu treiben, und von Neuem damit begannen, sobald sie wieder eine hinreichende Nahrung vorfanden. Bei reichlicher Nahrung wuchsen diese Sprossen überdies schon am mütterlichen Körper zu einer beträchtlichen Größe heran, während sie im anderen Falle nur klein blieben.

Der Einfluß, den die verschiedenen Klimate auf die Fruchtbarkeit der Thiere (auch des Menschen) [1]) ausüben, mag zum großen Theile gleichfalls in diesem Umstande begründet sein. Die Thiere der heißen Zone sind bei uns meistens unfruchtbar, während umgekehrt unsere Kaninchen, Ratten, Hühner u. s. w. unter den Wendekreisen fast doppelt so viele Nachkommen hervorbringen.

Bei weiterer Ueberlegung werden wir indessen ziemlich bald erkennen, daß es sich hier im Ganzen weniger um die Menge eines passenden Nahrungsmateriales handelt, als vielmehr besonders um die Leichtigkeit des Erwerbes. Wenn unsere Hausthiere die Nahrung, die sie ohne Weiteres im Stalle oder auf der Weide vorfinden, einzeln aufsuchen, wenn sie dieselbe also erst durch einen entsprechenden Aufwand von Muskelkraft u. s. w. erkaufen sollten, so würde der Ueberschuß an Zeugungsmaterial, den sie bilden, bedeutend geschmälert werden. Sie würden in solchem Falle wohl kaum eine größere Productionskraft besitzen, als die ungezähmten Thiere. Begreiflicher Weise finden sich aber auch unter diesen mancherlei beträchtliche Unterschiede in den Schwierigkeiten des Nahrungserwerbes, je nach der Verbreitung und dem natürlichen Vorkommen der Nahrungsmittel. Der eine Stoff läßt sich vielleicht ohne Weiteres in genügender Menge herbeischaffen, während der Erwerb eines anderen eine Reihe von complicirten Thätigkeiten und Handlungen voraussetzt, also Anforderungen macht, die mit einem Stoffverbrauche verbunden sind.

Zu den ersteren Nahrungsmitteln gehören vor allen anderen — mit wenigen Ausnahmen — die vegetabilischen Substanzen. Freilich ist nun auch der Nutritionswerth einer Pflanzenkost im Allgemeinen weit geringer, als der einer thierischen Nahrung, aber dieser Unterschied ist doch gewiß nicht so bedeutend, daß dadurch die Ersparungen beim Erwerb vollständig ausgeglichen werden. Wir würden sonst wohl schwerlich gerade die pflanzenfressenden Thiere für unsere Bedürfnisse erziehen, um so weniger, als diese doch zumeist nur an die mannigfachen Productionen derselben anknüpfen. Auch unsere Tabelle liefert uns die überzeugendsten Beweise, daß die Pflanzenfresser im Ganzen eine ungleich größere Menge von Material erübrigen, als die anderen

[1]) Nach Benoiston (Ann. des sc. nat. Ière Sér. T. IX. p. 431) kommen auf eine Ehe in Schweden 3,62 Kinder, im nördlichen Frankreich 4,00, im südlichen 4,34, in Portugal 5,10.

Digitized by Google

Thiere. Ich verweise hier nur auf den Strauß und die Hühner unter den Vögeln, wie auf die Heuschrecken unter den Insecten. Allerdings giebt es auch Pflanzenfresser mit geringerer Productivität, allein dann mögen sich (wie bei dem Seidenspinner) wohl immer bestimmte physiologische Gründe dafür auffinden lassen.

Unter den fleischfressenden Thieren werden voraussichtlich diejenigen am leichtesten einen Ueberschuß an Bildungsmaterial gewinnen, deren Beute aus langsam beweglichen Thieren besteht, die Insectenfresser also leichter, als die eigentlichen Raubthiere u. s. w. Daß übrigens auch bei den fleischfressenden Thieren durch gewisse Einrichtungen, die eine Ersparniß von Muskelkraft im Gefolge haben, sehr bedeutende Productionswerthe erzielt werden können, davon liefert uns ebensowohl die Kreuzspinne, als auch Nerocila ein sprechendes Beispiel. Was andere Thiere mühsam erjagen und aufsuchen, wird beiden ohne Weiteres durch die Gunst der äußeren Verhältnisse geboten. Die Ausgaben der ersteren beschränken sich fast ausschließlich auf die Erzeugung von Spinnmaterial zum Aufstellen des Netzes, die der anderen, eines parasitischen Krebses, auf die Erzeugung einer Muskelkraft zum Festklammern. Noch günstiger sind in dieser Hinsicht die Eingeweidewürmer gestellt, die für ihre individuellen Bedürfnisse nur äußerst wenig gebrauchen und von der reichlichsten Nahrung allenthalben umgeben sind [1]).

Es ist auf den ersten Blick übrigens eine unerwartete und überraschende Thatsache, wenn wir aus den numerischen Angaben unserer Tabelle ersehen, daß die Säugethiere und Vögel, gerade diejenigen Formen, deren Nachkommenschaft der Zahl nach die kleinste ist, an Productivität die übrigen Thiere alle bei Weitem übertreffen [2]). Indessen auch dafür möchte sich wohl eine physiologische Erklärung finden lassen. Als warmblütige Geschöpfe von ansehnlichem Volumen haben diese Thiere freilich unbedingt die größten Ausgaben, allein auf der anderen Seite ist es auch unverkennbar, daß ihre Einnahmen den individuellen Bedürfnissen reichlich entsprechen. Wir sehen in diesen Geschöpfen gewissermaßen Maschinen, die, in großartiger Weise nach einem kühnen aber fein berechneten Plane gebauet, auch bei dem massenhaftesten Verbrauch einen reichlichen Ertrag bringen, weil der verhältnißmäßig vielleicht nur kleine Gewinn durch Schnelligkeit und Größe des Umtriebes schon ziemlich bald zu einer ansehnlichen Höhe heranwächst.

Wenn wir bisher fast ausschließlich von dem Erwerb der Nahrungsmittel und den damit verbundenen Ausgaben in ihrer Beziehung zur Fruchtbarkeit gesprochen haben, so rührt das daher, daß dieser Factor fast der einzige

---

[1]) Bei einem Spuhlwurm von 3,4 Gr. besaß der Eierstock und der mit Eiern gefüllte Uterus ein Gewicht von 1 Gr. Rechnen wir hiervon etwa 0.3 für die Wandungen, so bleibt 3,7 : 0,7 = 100 : 23. Aber der Inhalt der Geschlechtsdrüsen wird bei der beständigen Fruchtbarkeit der Ascariden vielmals erneuert, wir dürfen wohl annehmen 8—9 Mal, und darnach beträgt die Productivität auf 100 Gr. Körper reichlich 200 Gr. (eine Summe, die sonder Zweifel noch zu klein ist).

[2]) Nach den Mittelwerthen unserer Tabelle producirt ein

Säugethier	= 100 : 74
Vogel	= 100 : 82
beschupptes Amphibium	= 100 : 50
nacktes Amphibium	= 100 : 18
Fisch	= 100 : 24
Mollusk	= 100 : 32
Gliederthier	= 100 : 58

Digitized by Google

ist, dessen wechselnde Größe wir mit leidlicher Sicherheit veranschlagen können. Freilich ist er gewiß nicht der einzige, auf den es überhaupt hier ankommt. Wir werden das einsehen, sobald wir nur bedenken, daß die Nahrungsmittel nicht bloß ergriffen und eingeführt, sondern auch im Inneren, so weit es angeht, verflüssigt und in flüssiger Form absorbirt werden. Verdauung und Absorption beruhen nun aber auf einer Menge von einzelnen Thätigkeiten und Verhältnissen, die selbst wiederum die mannigfachsten Verschiedenheiten zulassen. Es scheint uns keineswegs ein physiologisches Paradoxon, wenn wir behaupten, daß immerhin zwei Thiere existiren könnten, die bei gleicher Körpergröße und Lebensweise, selbst bei Gleichheit der Nahrungsbeschaffenheit und Nahrungseinfuhr, die genossenen Substanzen dennoch in verschiedener Weise auszubeuten verständen, die dadurch also auch in den Stand gesetzt werden, eine verschiedene Menge von Bildungsmaterial zu produciren.

Doch wir wollen uns nicht in Möglichkeiten und Vermuthungen verlieren. Die Folgezeit wird hier noch manches Dunkel erhellen, manches Räthsel lösen. Einstweilen müssen wir uns mit den erkannten Thatsachen begnügen, festhalten an der Ueberzeugung, daß die Productivität der Thierformen durch Organisation und Lebensweise vorgezeichnet sei.

Je geringer nun aber im Ganzen die Schwankungen in der Productivität erscheinen, desto ansehnlichere Verschiedenheiten werden wir auf Grund der uns bekannten Formel $f = \frac{m}{n}$ in der

Größe der embryonalen Bedürfnisse

erwarten müssen. Allerdings sind diese Verschiedenheiten bis jetzt fast vollkommen unbeachtet geblieben, aber nichtsdestoweniger dürfen wir schon von vornherein auf das Bestimmteste behaupten, daß sie an Umfang und Bedeutung die Verschiedenheiten in der Größe des producirten Bildungsmateriales bei Weitem übertreffen. Im anderen Falle würden jene gewaltigen Unterschiede in der Fruchtbarkeit der Thiere, die wir kennen gelernt haben, physiologisch unmöglich sein. Natürlich handelt es sich hier nicht etwa um die absoluten Verschiedenheiten in der Größe dieser Bedürfnisse, nicht um jene Werthe, die, wie sich wohl von selbst versteht, in geradem Verhältniß mit der Körpergröße steigen oder fallen, sondern um die relativen Verschiedenheiten, die, unabhängig, wie sie sind, von dem Volumen, aus den Besonderheiten der jedesmaligen Organisation und Lebensweise hervorgehen.

Es ist die Aufgabe der empirischen Untersuchung, die Größe der embryonalen Bedürfnisse für die einzelnen Thierformen festzustellen. Für eine Anzahl von Thieren, zum großen Theil dieselben, die schon oben in Bezug auf die Größe ihrer Productivität berücksichtigt wurden [1]), ist dieses in Folgendem von mir versucht worden.

---

[1]) Wo mir mehrere Beobachtungen zu Gebote standen, habe ich immer das Körpergewicht des kleinsten Individuums zu Grunde gelegt. Daher die mehrfachen Abweichungen von den früheren Angaben.

Digitized by Google

Säugethiere.

Namen.	Körpergröße (in Grammen).	Gewicht eines neugebornen Jungen oder Eies (in Grammen).	Relative Größe der embryonalen Bedürfnisse.
Mensch	55000	4000	100 : 7,3
Hund	22000	440	100 : 2
Pferd	325000	50000	100 : 14
Kuh	175000	35000	100 : 20
Schaf	50000	4500	100 : 9
Schwein	90000	2700	100 : 3
Meerschweinchen	600	50	100 : 8
Maus	20	1,7	100 : 8,5
Fledermaus	35	5	100 : 14,3

Vögel.

Bussard	1100	60	100 : 5,5
Taubenhabicht	950	56	100 : 5,8
Thurmfalke	270	20	100 : 7
Nebelkrähe	360	18	100 : 5
Dohle	238	15	100 : 6
Pirol	74	7,4	100 : 10
Rothschwänzchen	16	1,7	100 : 10,6
Grasmücke	13	1,4	100 : 10,8
Hausschwalbe	16	1,9	100 : 12
Goldammer	26	3	100 : 11,5
Sperling	25	2,3	100 : 9,2
Distelfink	18	1,5	100 : 8,3
Strauß	40000	1200	100 : 3
Puter	2400	98	100 : 4
Huhn	900	44	100 : 5
Rebhuhn	208	12,2	100 : 6
Wachtel	93	8,7	100 : 9,5
Taube	350	18,5	100 : 5,3

Amphibien.

Gavial	12500	170	100 : 1,4
Agame	21,6	1,13	100 : 5,3
Gem. Eidechse	11	0,8	100 : 7
Lacerta crocea	4,4	0,3	100 : 7
Blindschleiche	9	0,52	100 : 6
Glattnatter	50	3	100 : 6
Ringelnatter	155	5	100 : 3,3
Pipa	57	0,34	100 : 0,6
Frosch	42	0,003	100 : 0,008
Geburtshelferkröte	5,5	0,017	100 : 0,31
Landsalamander	30	0,1	100 : 0,33

Digitized by Google

Fische.

Namen.	Körpergröße (in Grammen).	Gewicht eines neugebornen Jungen oder Eies (in Grammen).	Relative Größe der embryonalen Bedürfnisse.
Zitterrochen . . .	582	30	100 : 5
Hausen	11500	0,0125 [1])	100 : 0,0001
Stichling . . .	1,23	0,0017	100 : 0,12
Seehase . . .	400	0,006	100 : 0,0015
Aalmutter . . .	23	0,055	100 : 0,23
Wels	10000	2	100 : 0,02
Anableps . . .	115	0,4	100 : 0,35
Schleihe	150	0,002	100 : 0,0013
Häring	164	0,0008	100 : 0,0005
Quappe	300	0,0013	100 : 0,0004
Mollusken.			
Octopus	420	0,1	100 : 0,024
Papiernautilus .	10	0,0003	100 : 0,003
Gartenschnecke . .	29	0,23	100 : 1
Teichhornschnecke .	5,5	0,002	100 : 0,04
Tritonia Ascanii .	9	0,000034	100 : 0,0004
Arthropoden.			
Maikäfer . . .	1	0,009	100 : 0,9
Seidenschmetterling	1,2	0,0007	100 : 0,06
Abendpfauenauge .	0,8	0,002	100 : 0,25
Heuschrecke . . .	2	0,01	100 : 0,5
Kreuzspinne . . .	0,5	0,0006	100 : 0,12
Flußkrebs . . .	10	0,01	100 : 0,1
Palaemon . . .	3,9	0,00027	100 : 0,007
Maja	38	0,0001	100 : 0,0003
Carcinus	30	0,00004	100 : 0,00013
Ligia	0,33	0,0015	100 : 0,4
Nerocila	1,43	0,002	100 : 0,14
Strahlthiere.			
Echinaster Sarsii .	0,68	0,0006	100 : 0,09

Wenn wir aus den voranstehenden Größen die Mittelwerthe für die embryonalen Bedürfnisse der Thiere in den einzelnen Hauptabtheilungen berechnen, so bekommen wir für die

[1]) Nach Brandt und Ratzeburg.

Digitized by Google

Säugethiere . . .	100 :	10,000
Vögel	100 :	8,000
beschuppten Amphibien	100 :	5,000
nackten Amphibien .	100 :	0,312
Plagiostomen . . .	100 :	5,000
Knochenfische . . .	100 :	0,090
Mollusken	100 :	0,213
Insecten	100 :	0,430
Krebse	100 :	0,103
Strahlthiere . . .	100 :	0,090

Im Einzelnen mögen diese Werthe bei Fortsetzung und weiterer Ausdehnung der Untersuchungen vielleicht noch manche Veränderungen erleiden, aber das allgemeine Resultat, was aus ihnen hervorgeht, wird beständig dasselbe bleiben. *Mit der Vereinfachung der Organisation nehmen die embryonalen Bedürfnisse der Thiere allmälig um ein sehr Bedeutendes ab.* Diese Erkenntniß involvirt schon ohne Weiteres die physiologische Erklärung der bekannten Thatsache, daß die niederen Thiere so sehr viel fruchtbarer sind, als die höheren, obgleich sie, wie wir vorhin gesehen haben, an Productivität hinter denselben zurückstehen. Die Quantität von Bildungsmaterial, die ein Säugethier zu seiner Entwickelung beansprucht, wird für etwa 100 Knochenfische und Krebse ausreichen. Natürlich gilt das nur unter der Voraussetzung, daß die übrigen Verhältnisse dieselben seien, daß dabei namentlich keinerlei Größenverschiedenheiten obwalten. Da nun aber erfahrungsmäßig die Durchschnittsgröße der Knochenfische und noch weit mehr die der Krebse geringer ist, als die der Säugethiere, so wird der Unterschied in der Fruchtbarkeit noch viel günstiger für dieselben ausfallen. Nehmen wir an, was gewiß noch viel zu gering ist, daß die Knochenfische durchschnittlich etwa 20 Mal, die Krebse etwa 1000 Mal weniger Volumen enthalten, so würde demnach auf ein einziges Säugethier eine Menge von 2000 Fischen und 100000 Krebsen kommen.

Die Frage nach den physikalischen Gründen der hervorgehobenen Erscheinung bewegt sich auf einem der dunkelsten Gebiete unserer Wissenschaft. Sie ist im Wesentlichen keine andere, als die Frage nach den Schicksalen des Bildungsmateriales während der Vorgänge der Entwickelung. Was wir auf dem Wege der empirischen Forschung hierüber kennen gelernt haben, ist leider erst sehr wenig, aber doch wohl hinreichend, um uns zu überzeugen, daß die Entwickelungserscheinungen nicht etwa in Folge eines prästabilirten Gestaltungstriebes an einem beliebigen Substrate ablaufen, sondern vielmehr durch die inneren Zustände und Veränderungen des Bildungsmateriales selbst bedingt werden. Der Proceß der Entwickelung ist gleich den übrigen organischen Erscheinungen nur der äußerlich sichtbare Ausdruck für eine Menge von molekularen Bewegungen, die nach einem gemeinsamen Plane zu immer neuen Leistungen in einander greifen.

Aus einem solchen Verhältnisse folgt nun aber ohne Weiteres die Nothwendigkeit einer vollständigen Harmonie zwischen dem Endziel der Entwickelung auf der einen und der primitiven Disposition des Bildungsmateriales auf der anderen Seite. Und dieses gilt natürlich nicht bloß von der Beschaffenheit des Bildungsmateriales im Allgemeinen, sondern namentlich auch von den quantitativen Verhältnissen desselben. Je länger der Entwickelungsgang ist, den ein Thier bis zu seiner Vollendung zu durchlaufen hat, je com-

Digitized by Google

plicirter und mannigfaltiger die inneren Vorgänge sind, die er voraussetzt, desto reichlicher muß auch das Material sein, an dem diese Erscheinungen sich äußern sollen. Und daß wir im Allgemeinen die Organisation der Thiere als Maßstab für die Länge und Complication der Entwickelungserscheinungen ansehen dürfen, daß wir zu der Annahme berechtigt sind, ein Säugethier stehe nach seiner Organisation höher, als etwa ein Fisch oder ein Wurm, wer wollte das in Abrede stellen? Können wir doch sogar für viele Organe auf das Bestimmteste nachweisen, daß sie z. B. bei dem Fische bereits auf einem Bildungsstadium vollendet sind, welches sie in dem Säugethiere oder Vogel noch um ein Bedeutendes überschreiten müssen.

Haben wir auf solche Weise nun die Ueberzeugung gewonnen, daß die Verschiedenheiten in der Größe der embryonalen Bedürfnisse bei den einzelnen Thiergruppen, die wir auf empirischem Wege gefunden, aus der Entwickelungsweise derselben mit mechanischer Nothwendigkeit hervorgehen, so werden wir im Stande sein, auch die kleineren Verschiedenheiten bei den einzelnen Formen derselben Gruppe gehörig zu würdigen.

Wie mir dünkt, sind diese Verschiedenheiten von einem ungleichen Werthe.

Zunächst haben wir zu berücksichtigen, daß wir das Maß der embryonalen Bedürfnisse durch das Gewichtsverhältniß zwischen dem (neugebornen Jungen oder) Ei und dem zeugungsfähigen Thiere ermittelt haben. Aber der eine dieser Factoren, das Gewicht der Mutter, ist den mannigfachsten Schwankungen ausgesetzt. Es ändert sich nach dem Alter, der Lebensweise u. s. w., und oftmals um ein sehr Bedeutendes. Bei den Verhältnissen, unter denen die voranstehenden Untersuchungen angestellt sind, ließ es sich nicht vermeiden, daß von der einen Thierform ein erwachsenes, von der anderen ein jüngeres, von der einen ein wohlgenährtes, von der anderen ein mageres Individuum für die Bestimmung benutzt wurde. Natürlich sind daraus mancherlei Ungleichheiten in dem Resultate hervorgegangen, die die richtigen Verhältnisse verdecken. Sie werden sich späterhin vermeiden lassen, wenn wir nach Ermittelung der durchschnittlichen Gewichtsgrößen diese in gleichmäßiger Weise für alle einzelnen Thierformen zu Grunde legen. Einstweilen werden wir indessen die aus der Methode unserer Untersuchung hervorgegangenen Ungenauigkeiten zum größten Theile dadurch corrigiren, daß wir die gefundenen Werthe für die embryonalen Bedürfnisse bei den Thieren mit einem beträchtlicheren Körpergewichte verhältnißmäßig erhöhen.

Daß die Werthe dieser Thiere auch wirklich in meiner Tabelle durchschnittlich zu gering angegeben sind, geht aus einer Vergleichung mit den Bedürfnissen verwandter kleinerer Thierformen zur Genüge hervor. Ich glaube nicht, daß z. B. die größeren Vögel, wie meine Zusammenstellung besagt, verhältnißmäßig weniger zu ihrer Entwickelung gebrauchen, als die kleineren, sondern sehe in der Verschiedenheit der gewonnenen Resultate eben nur einen Fehler, der aus der Unzulänglichkeit des benutzten Materiales hervorgegangen ist.

Aber nicht alle die aufgefundenen Unterschiede in der Größe des verbrauchten Bildungsmateriales stammen aus dieser Fehlerquelle. Es giebt daneben noch viele andere, in denen wir gewiß mit Recht den wahren Ausdruck für gewisse individuelle Verschiedenheiten in der Größe der embryonalen Bedürfnisse sehen. Schon in der Gruppe der Säugethiere treten solche uns entgegen, in ihren Extremen zwischen den Werthen, die wir für die Kuh und den Hund gefunden haben. Selbst wenn wir den Werth für die Bedürfnisse des letzteren von 2,0 bis auf 4,0 oder 6,0 erhöhen (das Thier,

Digitized by Google

deſſen Gewicht ich zu Grunde legte, war ein großer, wohlgenährter Jagdhund), bleibt der Unterſchied zwiſchen beiden noch immer zu bedeutend, als daß wir ihn völlig vernachläſſigen könnten. Aber dieſer Unterſchied wird uns nach den vorhergehenden Bemerkungen auch vollſtändig erklärlich ſein, ſobald wir nur berückſichtigen, daß der Entwickelungszuſtand, in dem die Jungen beider Thiere geboren werden, außerordentlich ungleich iſt. Das junge Kalb iſt faſt vollſtändig ausgebildet, es erfreuet ſich ſchon wenige Augenblicke nach der Geburt des Gebrauchs ſeiner Extremitäten, es lebt von Anfang an, wie ſeine Mutter, während der Hund als ein hülfloſes Weſen mit nackter Haut und geſchloſſenen Augen zur Welt kommt und noch eine lange Zeit die mütterliche Pflege und Sorgfalt in Anſpruch nimmt.

Die Größe der embryonalen Bedürfniſſe richtet ſich alſo ferner auch, ſo ſehen wir, nach dem Entwickelungsgrade, in dem die Jungen geboren werden. Je frühzeitiger die Geburt eintritt, deſto geringer iſt der individuelle Bedarf, deſto größer auch natürlich die Anzahl von Nachkommen, die aus dem erübrigten Bildungsmateriale hervorgehen.

Das Geſetz, das wir hier gefunden haben, findet übrigens nicht bloß auf die Säugethiere ſeine Anwendung. Wir können es auch in anderen Gruppen nachweiſen und oftmals viel beſtimmter, als dort [1]). Unter den nackten Amphibien z. B. iſt von den angeführten Arten die Pipa die einzige, deren Junge bei der Geburt ihre volle Entwickelung beſitzen, Geſtalt und Ausſtattung der Eltern haben. Sie iſt aber auch diejenige, deren Junge die größte Menge von Bildungsmaterial von ihren Eltern empfangen. Die geringſte Menge ſteht dagegen dem Froſche zu Gebote; aber der Froſch wird bekanntlich außerordentlich früh geboren, er durchläuft, wie man ſagt, eine freie Metamorphoſe und erreicht erſt nach einer Reihe von wunderbaren Geſtaltveränderungen, für die er ſelbſt das weitere Material herbeiſchafft, die Form und Ausbildung ſeiner Eltern. Bei der Geburtshelferkröte, die in ihren Eiern ein verhältnißmäßig größeres Material vorfindet, iſt dieſe Metamorphoſe weit weniger lang und auffallend. Sie kann eine Reihe von Bildungsvorgängen, für die der junge Froſch mit eignem Kraftaufwand die Mittel herbeiſchaffen muß, noch von dem Inhalte ihres Eies beſtreiten; ſie wird viel ſpäter, viel vollkommener geboren, als der Froſch.

Auch unter den Fiſchen, den Molluſken und Krebſen könnten wir ähnliche Beiſpiele in Menge anführen. In allen dieſen Gruppen finden wir Arten, die ſpät [2]), nach vollendeter Entwickelung, geboren werden (Anableps,

[1]) Daß dieſes Geſetz auch für die Vögel gilt, iſt nicht zu bezweifeln. Allerdings giebt unſere Tabelle für dieſe Behauptung keine ſonderlichen Anhaltspunkte, aber das rührt offenbar daher, daß die in Betracht gezogenen Neſtflüchter faſt alle zu den größeren Arten gehören. Im Vergleich mit eben ſo großen Neſtflüchtern ſtellt ſich aber trotzdem einiger Unterſchied zu Gunſten der erſteren heraus. Ein auffallenderes Beiſpiel liefert uns die ſonderbare neuholländiſche Leipoa ocellata, die nur die Größe einer Truthenne erreicht und Eier von 240 Gr. Gewicht legt. Dafür kommen aber auch die Jungen dieſes Thieres bereits vollſtändig befiedert zur Welt, während die der Truthenne bekanntlich halbe Neſthocker ſind (vgl. Froriep's Tagesbl. 1852. Nr. 460).

[2]) Zu dieſen gehört auch Echinaster Sarsii, deſſen Junge faſt $\frac{1}{2}$‴ meſſen, während z. B. die Eier von Echinus saxatilis ſo klein ſind, daß ſie mit bloßem Auge kaum erkannt werden können. Die Größe der embryonalen Bedürfniſſe von Echinaster Sarsii kann deshalb natürlich auch nicht als Norm für die Strahlthiere im Allgemeinen angenommen werden.

Digitized by Google

Helix, Ligia, Flußkrebs) und andere, deren Entwickelung erst während des freien Lebens nach einer mehr oder weniger auffallenden Metamorphose beendigt wird (Cyprinus, Tritonia, Carcinus u. a.). Und immer und überall geht diese Verschiedenheit parallel mit einer entsprechend verschiedenen Menge von Bildungsmaterial, das diese Thiere für die Zwecke der Entwickelung von Seiten ihrer Eltern bekommen [1]).

Versuchen wir es, mit Berücksichtigung dieser Verhältnisse von Neuem eine angeführte Uebersicht über die durchschnittlichen Entwickelungsbedürfnisse der einzelnen Thiergruppen zu gewinnen, so würden die Werthe für die Wirbelthiere etwa in folgender Weise lauten. Für die

Säugethiere	100 : 10 — 15
Vögel	100 : 9 — 12
beschuppten Amphibien . .	100 : 6 — 7
nackten Amphibien . . .	100 : 0,6
Plagiostomen	100 : 5
Knochenfische	100 : 0,35

Wo den Embryonen diese Werthe von Seiten der Eltern geboten werden, da tritt die Geburt erst ein, nachdem die Entwickelung vollendet ist. Im anderen Falle geschieht dieses früher. Die Thiere erleiden dann nach der Geburt noch mancherlei Veränderungen in der Ausbildung einzelner Organe und Körpertheile, vielleicht sogar (es richtet sich das, wie wir später sehen werden, noch nach mancherlei anderen Umständen) mehr oder minder auffallende Gestaltveränderungen, eine sog. Metamorphose. Je geringer verhältnißmäßig die Menge des Bildungsmateriales ist, das die Embryonen vorfinden, desto früher tritt die Geburt ein. Die kleinsten Werthe beobachten wir bei manchen wasserbewohnenden Thieren, unter denen überhaupt die unzureichende Ausstattung der Eier sehr viel häufiger und allgemeiner vorkommt, als bei den Landthieren. Offenbar hat dieses darin seinen Grund, daß das Wasserleben an die Organisation seiner Bewohner sehr viel geringere Ansprüche macht und schon für solche Thiere ausreicht, die wegen einer gar zu unvollständigen Entwickelung auf dem Lande unmöglich existiren könnten. Auf der anderen Seite folgt aber auch hieraus die schon längst bekannte Thatsache, daß *die Wasserthiere im Allgemeinen sehr viel fruchtbarer sind, als die Landthiere.* —

Bis hieher war es unsere Aufgabe, die verschiedene Größe der Fruchtbarkeit bei den einzelnen Thieren in ihrem physiologischen Zusammenhange mit den übrigen Erscheinungen des Lebens aufzufassen; so weit es anging, zu zeigen, daß die Menge der Nachkommenschaft als ein bedeutsamer Zug der Organisation, als ein Glied derjenigen Formel zu betrachten sei, die den Lebensplan eines jeden Geschöpfes einschließt. Mit wenigen Worten wollen wir hier aber auch ferner noch darauf hindeuten, daß dieselben *numerischen Verschiedenheiten der Fruchtbarkeit*, die wir für die einzelnen Lebensformen jetzt als mechanisch nothwendig erkannt haben, *für die Bedürfnisse des Gesammthaushaltes in der thierischen Schöpfung eben so nothwendig erscheinen möchten.*

---

[1]) Ich freue mich, hier die bestimmtesten Beweise für eine Behauptung beibringen zu können, die ich früher bereits an einem anderen Orte (Ztschrft. für wissenschaftl. Zool. Th. III. S. 178) ausgesprochen habe. Schon damals waren es ähnliche Beobachtungen, die mich zu dieser Behauptung veranlaßten, aber vielleicht noch nicht genügten, dieselbe aus dem Bereiche der Hypothesen zu einer Thatsache zu erheben.

Digitized by Google

Es ist leicht einzusehen, wie die Gesammtheit der thierischen Schöpfung bei der Wechselbeziehung, in der die einzelnen Glieder derselben unter einander stehen, nur dadurch in Integrität erhalten wird, daß in der Vertheilung der organischen Masse über die einzelnen Lebensformen ein gewisses Gleichgewicht stattfindet. Die Wege, auf denen der Kreislauf der organischen Substanz durch die einzelnen Thiere hindurch von Statten geht, sind allerdings außerordentlich wechselnd, aber auch in einer solchen Weise geregelt, daß die Bedürfnisse der einzelnen Formen überall durch einen entsprechenden Zufluß befriedigt werden können. Es giebt unzählige Thiere auf dem Lande, wie im Meere, die wir in gewisser Beziehung nur als die Mittel für die Existenz von anderen höheren Formen anzusehen haben, denen die Aufgabe geworden ist, die organische Substanz (sei es aus den vegetabilischen Bildungen, sei es aus den verwesenden thierischen Körpern) zu sammeln und dem höheren animalischen Lebenskreise zuzuführen. Der Wallfisch verzehrt täglich Tausende von Fischen oder Mollusken; ein einziges Individuum dieser gefräßigen Thiere setzt also für die Bedürfnisse seines Lebens die Existenz von vielen Milliarden gewisser anderer kleinerer und schwächerer Geschöpfe voraus.

Dazu kommt, daß zahllose Thiere zu Grunde gehen, bevor sie durch Zeugung einer Nachkommenschaft für die Fortdauer ihrer Art gesorgt, ja bevor sie noch ihre völlige Entwickelung erreicht haben. Die Keime der Thiere haben eben so gut ihre Feinde, wie die ausgebildeten Formen, und nicht bloß in den übrigen Gliedern der thierischen Schöpfung, sondern auch in dem Einflusse der mannigfaltigsten äußeren Verhältnisse. So gehen z. B. Tausende und abermals Tausende von Parasiten zu Grunde, bevor nur ein einziger durch die Gunst der äußeren Verhältnisse, durch eine glückliche Combination zufälliger, kaum im Voraus zu berechnender Umstände an den Ort seiner Bestimmung, in ein passendes Wohnthier hinein gelangt. Je wechselnder und regelloser nun alle diese Eingriffe geschehen, je mannigfaltiger die Anfeindungen, je veränderlicher die Bedingungen sind, unter denen die Entwickelung der einzelnen Thierformen stattfindet, desto sorgfältiger müssen die Veranstaltungen zur Sicherung und Erhaltung der Arten geregelt sein.

Es ist keineswegs hinreichend, daß die Thiere bei ihrer Vergänglichkeit überhaupt nur die Fähigkeit der Fortpflanzung besitzen; *die Zeugung muß in allen Fällen auch in einem bestimmten Verhältniß zur Vergänglichkeit stehen*, wenn die Existenz der gesammten thierischen Schöpfung nicht gefährdet sein soll. *Je vergänglicher ein Thier ist, desto größer muß auch die Nachkommenschaft sein, die es erzeugt.*

Bei den größeren und stärkeren Thieren, die von den Angriffen ihrer Feinde nur wenig zu befürchten haben, wird die Vergänglichkeit der Individuen so ziemlich durch die mittlere natürliche Lebensdauer bestimmt sein. Bei den übrigen Geschöpfen aber wird sie sehr wesentlich auch von dem Maß der Anfeindung und Verfolgung abhängen, dem dieselben im Gesammthaushalt der Natur ausgesetzt sind, sowie ferner von den Begabungen und Ausstattungen, durch deren Hülfe sie die Anfeindungen abwehren, den Verfolgungen sich entziehen. Ohne die Grenzen unserer Darstellung zu einem Gemälde des thierischen Gesammtlebens auszudehnen, können wir kaum näher auf diese Andeutungen eingehen. Nur auf die mancherlei Mittel wollen wir hier noch aufmerksam machen, durch welche, je nach den Verhältnissen, dem Schutzbedürfnisse der Thiere Genüge geschieht. Die einen entziehen sich durch Größe und Stärke, durch Art und Schnelligkeit der Bewegung, durch

Digitized by Google

Lebensweise und Aufenthalt den Nachstellungen ihrer Feinde, die anderen, durch Schutz- und Trutzwaffen der verschiedensten Art, durch Hörner, Klauen Zähne, Borsten, Panzer, unscheinbare Farben u. dgl., noch andere endlich durch auffallende Instinchandlungen, Zusammenkugeln, Todtstellen u. s. w. Aehnliches gilt auch für die Keime der Thiere. Bald suchen die Eltern für die junge Nachkommenschaft heimliche und gesicherte Plätze, bald bauen sie für dieselbe Nester und Höhlen, bald vertheidigen sie dieselbe mit Gefahr ihres Lebens oder wissen durch Instinchandlungen der wunderbarsten Art die Aufmerksamkeit des nachstellenden Feindes abzulenken. In vielen Fällen tragen die Keime bis zur Ausbildung der Jungen auch noch besondere feste Umhüllungen, unscheinbare Farben, die sie nur wenig von ihrer Umgebung unterscheiden u. s. w. Den vollständigsten Schutz finden natürlich diejenigen Keime, welche von ihren Mutterthieren umhergetragen werden, namentlich solche, die sich in Brütapparaten, im Inneren des Körpers entwickeln.

Ueberblicken wir nun alle einzelnen Factoren, durch welche die Vergänglichkeit oder Dauerhaftigkeit der Thierformen bestimmt wird, so erscheinen dieselben fast alle in einer unverkennbaren Beziehung zu dem Zeugungsvermögen. Die Mehrzahl derselben fällt mit solchen Momenten zusammen, die wir nach ihrem Einfluß auf die Productivität der einzelnen Formen schon oben gewürdigt haben. Die Größe des Körpers, die Schnelligkeit der Bewegung, die Ausrüstung mit Waffen und Schutzapparaten, die das Körpergewicht vermehren, das Umhertragen der Jungen, Instinchandlungen — alles das sind Momente, die eben so wohl das Maß der Fruchtbarkeit herabdrücken, als die Dauerhaftigkeit des Lebens erhöhen. Umgekehrt ist die Kleinheit des Körpers, die Langsamkeit der Ortsbewegung, der Aufenthalt im Wasser u. s. w. eben so förderlich für die Größe der Nachkommenschaft, als nachtheilig für die Dauerhaftigkeit. Sollten diese Momente auch vielleicht nicht alle in derselben directen Weise auf die Größe des Zeugungsvermögens influiren, so läßt sich doch immer noch durch eine mehr oder minder vollständige Ausstattung der Keime das passende Verhältniß zwischen Fruchtbarkeit und Vergänglichkeit herstellen. Die Metamorphose erscheint in dieser Beziehung als eine sehr wichtige Einrichtung im Haushalte der Natur. Sie ist nicht bloß, wie wir nachgewiesen haben, ein Mittel, die Fruchtbarkeit der Thiere zu erhöhen, sie dient auch dazu, die Fruchtbarkeit der einzelnen Formen zu reguliren und sie den jedesmaligen Bedürfnissen des Naturhaushaltes anzupassen.

Durch diese wunderbare Verschlingung der physiologischen und teleologischen Motive gelingt es nun auch trotz der Vergänglichkeit der thierischen Individuen jenes Gleichgewicht in der Vertheilung der organischen Substanz zu erhalten, das wir als ein nothwendiges Requisit für den ungeschmälerten Fortbestand der thierischen Gesammtschöpfung erkannt haben. Es erklärt sich durch diese Verhältnisse jene große Thatsache, daß die Physiognomie der thierischen Welt, so weit wir sie mit Sicherheit überblicken können, seit vielen Tausenden von Jahren im Wesentlichen dieselbe geblieben ist, obgleich viele Milliarden vergänglicher Geschöpfe während dieser Zeit über den Schauplatz des Lebens hinweggeschritten sind. Allerdings sind manche Thierformen (durch directe oder indirecte Beeinträchtigung von Seiten der Menschen, durch allmälige oder plötzliche Aenderung der äußeren Lebensbedingungen) inzwischen ausgestorben oder an Zahl verringert, aber immer waren dieses nur Arten von geringer Bedeutung für den Gesammthaushalt der Natur. Der Ausfall ist durch eine reichlichere Vermehrung gewisser anderer Thier-

Digitized by Google

formen längſt ausgeglichen[1]), und zwar vornehmlich von Seiten ſolcher Arten, die den Ausgeſtorbenen früher entweder ſelbſt zur Nahrung dienten, oder mit ihnen dieſelbe Nahrungsquelle beſaßen. Die Zahl der Feinde, die Reichlichkeit und Leichtigkeit der Ernährung ſind ja für die Vermehrung der Thiere vom weſentlichſten Einfluß. Wo ſich vielleicht unter günſtigen Bedingungen einmal eine Thierform übermäßig vermehrt, da vermehrt ſich auch in gleicher Weiſe alsbald die Zahl ihrer Feinde, bis beide wiederum allmälig in ihre gewöhnlichen Schranken zurückkehren.

Zeugungsarten der Thiere.

Die Zeugung haben wir als einen Vorgang bezeichnet, durch welchen ſich zu beſtimmten Zeiten, früher oder ſpäter während des individuellen Lebensganges, gewiſſe körperliche Beſtandtheile der Organismen abſondern und zu ſelbſtſtändigen Weſen derſelben Art auswachſen. Dieſer Vorgang erfolgt nun aber in mehrfach verſchiedener Weiſe, nicht etwa bloß bei den verſchiedenen Thierformen, ſondern auch häufig bei demſelben Individuum. Bald erſcheint er als ein complicirter Proceß von eigenthümlicher Art, der ſich phänomenologiſch von allen übrigen Lebensthätigkeiten unterſcheidet, bald iſt er weit einfacher, ein Vorgang, der ſich mehr oder minder vollſtändig an die gewöhnlichen plaſtiſchen Erſcheinungen (an Neubildung, Wachsthum, Regeneration) anſchließt. Nach ſolchen Differenzen hat man ſeit langer Zeit ſchon mehrere Arten der Zeugung aufgeſtellt und unterſchieden.

Die eine dieſer Zeugungsarten, von allen die durchgreifendſte und bedeutungsvollſte, wie auch die complicirteſte, iſt die geſchlechtliche Zeugung (generatio sexualis s. digenea), die ſich im Weſentlichen dadurch charakteriſirt, daß der Keimſtoff, der ſich in das neue Thier verwandelt und beſtändig in beſonderen, eigenthümlich gebauten Gebilden, den ſogenannten Eiern, abgelagert iſt, zu ſeiner Entwickelung der vorhergehenden Befruchtung bedarf, d. h. erſt durch Berührung und Einwirkung eines anderen eben ſo eigenthümlichen thieriſchen Productes, des Samens, zur Entwickelung angeregt wird.

Bei den übrigen Zeugungsarten iſt ſolche Einwirkung eines zweiten Stoffes, iſt eine Befruchtung zur Entwickelung nicht nöthig. Der Keimſtoff beſitzt hier ſchon ohne Weiteres die Fähigkeit, ſich unter günſtigen äußeren Verhältniſſen in das neue Geſchöpf zu verwandeln. Zum Unterſchied von der erſteren Fortpflanzungsart bezeichnet man dieſe einfachere Form, die übrigens lange nicht ſo allgemein verbreitet iſt, mit dem Namen der ungeſchlechtlichen Zeugung (gen. monogenea)[2]).

---

[1]) »Im Ganzen zählt die Erde immer gleich viel Thiere ihrer Maſſe nach. Werden tauſend Haſen von Wölfen verſchlungen, ſo entſtehen dafür 100 Wölfe, und werden dieſe zum Aaſe, ſo werden ſie von Raben aufgezehrt und es entſtehen daraus einige tauſend Junge. Verdrängt der Menſch das Wild aus ſeinen Wohnplätzen, tödtet er Alles weit und breit um ſich her, ſo vermehrt ſich dafür die Bevölkerung, und das Fleiſch, welches vorher die Natur im Wild gewogen hatte, geht nun in menſchlicher Form umher.« Okens Zeugung S. 93.

[2]) Wir können es nicht billigen, wenn man dieſe ungeſchlechtliche Zeugung als eine bloße Vermehrung der geſchlechtlichen als einer Fortpflanzung im engern und eigentlichen Sinne des Wortes entgegengeſetzt, oder vielmehr, wenn man meint, daß damit irgend ein Unterſchied zwiſchen beiden hervorgehoben ſei. Die Begriffe von Vermehrung, Fortpflanzung, Zeugung ſind

Digitized by Google

Die Bezeichnung einer Vermehrungsweise als einer »ungeschlechtlichen Zeugung« involvirt nun aber noch keineswegs die Nothwendigkeit einer bestimmten Zeugungsform. Sie besagt eben nur, daß dieselbe von der geschlechtlichen Zeugung durch befruchtete Eier verschieden sei, läßt es aber vollkommen zweifelhaft, auf welche Weise sonst nun die Fortpflanzung vermittelt werde. Sie setzt einem bestimmten positiven Begriffe nicht einen eben so bestimmten, eben so positiven entgegen.

In der That können wir uns auch leicht überzeugen, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung auf einem verschiedenen Wege, nach verschiedenen Normen vor sich geht, daß es mehrere ungeschlechtliche Fortpflanzungsarten giebt, von denen eine jede einzelne der geschlechtlichen Zeugung als parallel an die Seite gestellt werden darf.

Die eine dieser ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten ist die Zeugung durch Keimkörner oder Keimzellen (sporae), eine Zeugungsform, die sich der geschlechtlichen Vermehrungsweise insofern zunächst anschließt, als auch bei ihr das Fortpflanzungsmaterial gewisse, von den übrigen Bestandtheilen des Körpers histologisch verschiedene und gesonderte Massen darstellt, die in manchen Fällen sogar den Eiern nicht unähnlich sind.

Bei einer anderen Form der ungeschlechtlichen Zeugung ist dieses Material eine kürzere oder längere Zeit hindurch, oft bis zur vollständigen Entwickelung des neuen Thieres, in einem continuirlichen Zusammenhange mit dem mütterlichen Körper. Es ist die Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte, durch Knospen oder Theilstücke (gen. gemmipara, gen. fissipara), die sich in dieser Weise darstellt. Gewöhnlich betrachtet man freilich die Knospenbildung und die Theilung als zweierlei verschiedene Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, wir fassen sie hier aber zusammen, weil sie nicht bloß in dem hervorgehobenen wesentlichen Merkmale übereinstimmen, sondern auch, wie wir später sehen werden, durch mancherlei Mittelformen so vollständig in einander übergehen, daß keine bestimmte Grenze zwischen ihnen gezogen werden kann.

Von allen Fortpflanzungsarten ist diese letztere die einfachste, von allen auch diejenige, die sich zumeist und unmittelbar an die gewöhnlichen Phänomene des plastischen Lebens anreiht und dadurch schon von vornherein uns ahnen läßt, daß die Zeugung überhaupt auf keiner neuen und eigenthümlichen organischen Thätigkeit beruhe, sondern auf Verhältnissen, die im Wesentlichen mit den nutritiven Vorgängen des lebendigen Organismus übereinstimmen. Wir werden späterhin hierauf noch zurückkommen, wenn wir die einzelnen Zeugungsformen, oder doch wenigstens die wichtigste und bedeutungsvollste derselben, die (geschlechtliche) Zeugung durch befruchtete Eier, mit ihren eigenthümlichen Zügen vorher kennen gelernt haben.

---

wesentlich dieselben — sie drücken auch an sich keinerlei Verschiedenheiten in der Art ihres Zustandekommens aus. Dasselbe gilt von der Bezeichnung der Fortpflanzung als einer reproductiven, der Vermehrung als einer vegetativen Erscheinung, besonders auch insofern, als Reproduction und Vegetation gewiß überhaupt nur zweierlei Formen derselben mechanischen Vorgänge darstellen.

Digitized by Google

I. Die geschlechtliche Fortpflanzung durch befruchtete Eier.

Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Wenn wir eben die geschlechtliche Fortpflanzung als die wichtigste und bedeutungsvollste aller Zeugungsformen bezeichnet haben, so stützt sich das theils auf die Erfahrung, daß sie in ungleich größerer Ausdehnung, als alle übrigen Vermehrungsarten, über die Thierwelt verbreitet ist, theils auch darauf, daß sie gerade bei den höheren Thieren ausschließlich die Production der Nachkommenschaft vermittelt. Ueberdies giebt es vielleicht keine andere Gruppe von Erscheinungen, welche in gleich bedeutungsvoller Weise die Physiognomie des thierischen Lebens beherrscht, an welche in gleicher Weise (und namentlich bei den höchsten Formen) der innere Gehalt des Lebens mit seinen mannigfaltigen geistigen Interessen sich anknüpft.

In früherer Zeit beschränkte man das Vorkommen der geschlechtlichen Zeugung fast nur auf die höheren Abtheilungen der Thierwelt. Von den niederen Thierformen sollten sich die meisten ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege, ohne vorausgegangene Befruchtung fortpflanzen (vgl. Burdach's Physiologie. 2. Aufl. I. S. 64). Wir wissen jetzt, daß diese Annahme theils auf einer unvollständigen Erkenntniß, theils auch auf einer Täuschung beruht: daß die sogenannte ungeschlechtliche Zeugung der niederen Thiere in sehr vielen Fällen keine ungeschlechtliche ist, sondern in der That durch befruchtete Eier vermittelt wird, daß in anderen Fällen neben der wirklichen ungeschlechtlichen Vermehrung auch noch die Zeugung durch befruchtete Eier vorkommt. Nur wenige Thierformen giebt es, bei denen wir die Fähigkeit der geschlechtlichen Zeugung bislang noch immer vermißten. Ob diese nun aber wirklich geschlechtslose Arten, oder etwa bloß geschlechtslose Individuen von solchen Arten seien, die unter anderen und günstigeren Bedingungen die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung erhalten, müssen wir einstweilen noch unentschieden lassen. Jedenfalls ist es eine Thatsache, daß solche geschlechtslose Individuen unendlich häufig sind, daß sie bald zufällig, bald, wie wir später sehen werden, mit einer gewissen Regelmäßigkeit in der Lebensgeschichte der einzelnen Arten vorkommen und gerade dann (bei den niederen Thieren unendlich häufig) als die Träger einer ungeschlechtlichen Vermehrung erscheinen. Wir kennen selbst Arten, in denen die Fähigkeit der geschlechtlichen Zeugung erst nach einer ganzen Reihe geschlechtsloser Generationen auftritt. Wenn wir nun ferner noch berücksichtigen, daß von den früher als »geschlechtslos« bezeichneten Thierarten die meisten allmälig aus dem zoologischen Systeme verschwunden sind (namentlich gilt dieses von den »geschlechtslosen« Helminthen, den Blasenwürmern, eingekapselten Rund- und Saugwürmern), daß die Formen, deren geschlechtliche Zeugung uns heute noch unbekannt ist, ausausschließlich der mikroscopischen Welt, den immer noch so räthselhaften Infusorien [1]), zugehören, so gewinnt in der That die Vermuthung eine große

[1]) Die Angaben von Ehrenberg über die geschlechtliche Entwickelung und Fortpflanzung der Infusorien sind heute wohl ziemlich allgemein als irrthümlich anerkannt.

Digitized by Google

Wahrscheinlichkeit, daß die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung ein Eigenthum aller Thierarten sei.

Indessen wollen wir der späteren Erfahrung nicht vorgreifen, indem wir diesem Satze etwa die Allgemeinheit eines Gesetzes vindicirten. Einstweilen mag er noch bleiben, was er bis zu einer vollständigen Beweisführung ist, eine Vermuthung, die trotz einer gewissen Wahrscheinlichkeit doch keineswegs die Möglichkeit des Irrthums ausschließt. Die Analogie mit den Zeugungsvorgängen im Pflanzenreich mag uns hier zur Vorsicht auffordern. Allerdings hat auch hier die ausschließlich geschlechtslose Vermehrung nicht jenen großen Umfang, wie Linné behauptete (die Blattkryptogamen sind gegenwärtig bekanntlich in den Kreis der Pflanzen mit geschlechtlicher Zeugung aufgenommen), aber immer giebt es trotzdem noch ganze Gruppen und Abtheilungen von Pflanzen, deren Geschlechtslosigkeit über allen Zweifel erhaben zu sein scheint. Ueberdies kennen wir keine einzige Thatsache, die uns aus physiologischen Gründen die Nothwendigkeit der geschlechtlichen Zeugung für alle Thierarten, und namentlich auch für die Infusorien (wenn man diese für ausgebildete und selbstständige Formen ansieht) beweisen könnte. Im Gegentheil könnte man vielleicht gerade in der mikroskopischen Kleinheit und der Einfachheit der gesammten Organisationsverhältnisse bei den Infusorien einen Grund für die Abwesenheit der geschlechtlichen Fortpflanzung auffinden, da diese doch in der Regel, wie wir uns überzeugen werden, gewisse Voraussetzungen macht, die hier vielleicht kaum irgendwie erfüllt werden konnten. Wenn wir nun aber einstweilen von den Infusorien absehen, dann dürfte die Behauptung von der Allgemeinheit der geschlechtlichen Zeugung in der Thierwelt vollkommen begründet erscheinen.

A. Die Zeugungsstoffe und ihr Verhältniß zu den geschlechtlich entwickelten Thieren.

Zum Zwecke der geschlechtlichen Fortpflanzung bedarf es, wie schon oben hervorgehoben wurde, nicht bloß eines Bildungsmateriales für das neue Geschöpf, sondern auch außerdem noch eines zweiten Stoffes, der dasselbe durch eine unmittelbare Einwirkung zur Entwickelung anregt. In dieser Duplicität der Zeugungsstoffe beruht die wesentlichste Eigenthümlichkeit der geschlechtlichen Vermehrung.

Beiderlei Stoffe sind durch gewisse auffallende Charaktere und Merkmale ausgezeichnet und von den übrigen Bestandtheilen des thierischen Körpers in der Regel mit Leichtigkeit zu unterscheiden. Der eine derselben, das Bildungsmaterial des neuen Thieres, ist in besondere sphärische Bläschen eingeschlossen, die im Wesentlichen den Bau der thierischen Zellen besitzen und den Namen der Eier (ovula) tragen. Die Größe dieser Gebilde ist außerordentlich wechselnd — es richtet sich das begreiflicher Weise nach den jedesmaligen Bedürfnissen der einzelnen Formen —, im Allgemeinen aber ziemlich ansehnlich. Wir kennen Eier, die mehrere Zolle im Durchmesser besitzen, obgleich daneben freilich auch andere vorkommen, die nur einen kleinen Bruchtheil einer Linie messen. Der Samen (sperma), jener zweite Zeugungsstoff, der befruchtend auf die Eier einwirkt, erscheint im Wesentlichen als ein Aggregat zahlloser mikroskopisch kleiner Körperchen, die mit einer eigenthümlichen, meist fadenförmigen Gestalt in der Regel eine auffallende Beweglichkeit verbinden und in früherer Zeit zu mancherlei höchst abenteuerlichen und irrthümlichen Vermuthungen Veranlassung gegeben haben.

Digitized by Google

Die Bildung der Eier und Samenkörperchen im thierischen Leibe geschieht im Wesentlichen durch dieselben Vorgänge, nach denselben allgemeinen Gesetzen, wie die Bildung eines jeden anderen elementaren Körperbestandtheiles. Aus der gemeinsamen Ernährungsflüssigkeit, aus dem Blute, sondern sich gewisse Stoffe ab, die sich in eigenthümlicher Weise hier allmälig zu Muskelfasern, dort zu Epidermoidalzellen od. dergl., dort endlich zu Eiern und Samenkörperchen gestalten. Wodurch die jedesmalige Richtung dieser Bildungsthätigkeit bestimmt werde, woher es komme, daß gerade hier etwa dieser, dort jener Bestandtheil, hier Muskelfasern, dort Ei oder Samenkörperchen entstehen, ist freilich noch immer ein großes Räthsel, dessen endliche Lösung einer späteren Zeit überlassen bleiben muß. Die mannigfaltigsten Zustände und Verhältnisse mögen hier bestimmend in der einen oder anderen Weise einwirken. Jedenfalls ist aber die Bildung und specifische Gestaltung der Zeugungsstoffe an sich nicht räthselhafter und wunderbarer, als die irgend eines anderen organischen Formelementes.

Wir haben die Zeugungsstoffe soeben mit den elementaren Bestandtheilen des thierischen Körpers zusammengestellt. Mit demselben Recht könnten wir sie auch den mannigfacherlei Secretkörperchen, den Milchkügelchen, Labzellen u. s. w. vergleichen, die ja in ähnlicher Weise als eigenthümlich geformte Gebilde aus den Blutbestandtheilen allmälig hervorgehen. In der That herrscht auch darüber einige Meinungsverschiedenheit, ob die Zeugungsstoffe als Bestandtheile des thierischen Körpers oder vielmehr als Producte desselben anzusehen seien, ob sie den gewöhnlichen Bildungsvorgängen bei der Ernährung und Neubildung, oder einer Secretion ihr Entstehen verdanken. In einer früheren Zeit, wo man die Vorgänge der Ernährung und Secretion mit scheinbarem Rechte für wesentlich verschieden halten durfte, würde die Entscheidung dieser Frage ein größeres Interesse gehabt haben. Gegenwärtig aber, wo wir wissen, daß nur die wenigsten Secrete einfache Abscheidungen aus dem Blute darstellen, daß es eine Menge eigenthümlich gestalteter Secretionsproducte giebt, die gleich den elementaren Bestandtheilen des Körpers ihre besondere Entwickelungsgeschichte haben, gegenwärtig scheint die ganze Frage ziemlich müßig. Die Vorgänge der Absonderung fallen in den letzteren Fällen mit den Vorgängen der Ernährung wesentlich zusammen. Höchstens könnte man darin einen Unterschied finden, daß die Secretionsproducte keinen bleibenden Zusammenhang mit dem thierischen Körper besitzen, wie die (meisten) Gewebtheile, daß zu ihrer Bildung ferner noch oftmals (durch gewisse Einrichtungen und Apparate) besondere Vorkehrungen getroffen sind.

Wegen gewisser praktischer Consequenzen können wir immerhin die Berechtigung solcher unwesentlichen (und nicht einmal durchgreifenden) Unterscheidungsmerkmale zugeben und danach denn auch die *Bildung der geschlechtlichen Zeugungsstoffe als eine Secretion, die Eier und Samenkörperchen als Producte des Körpers ansehen.* — Wie es Secretionsproducte giebt (Harnstoff, Kohlensäure), deren Bildung und Ausscheidung die Möglichkeit der vitalen Vorgänge sichert, wie andere (Gifte der mannigfachsten Art) die Existenz des individuellen Lebens beschützen, so giebt es dann endlich auch Secretionsproducte, mit deren Bildung die Erhaltung der Art als Zweck verbunden ist. Und diese letzteren sind nun eben die Zeugungsstoffe.

Daß diese in der That nach den angedeuteten Gesichtspunkten als Absonderungsproducte zu betrachten seien, lehrt schon die oberflächlichste Unter-

Digitized by Google

ſuchung. Bei keinem Thiere verharren die Eier oder Samenkörperchen nach ihrer vollſtändigen Ausbildung in ihrem etwaigen Zuſammenhang mit irgend welchen anderen Körpertheilen. Sie löſen ſich los und können vorher nicht einmal die Aufgaben erfüllen, die ihnen in der Lebensgeſchichte der Thiere angewieſen ſind.

Die Bildung der Zeugungsſtoffe geſchieht ferner in beſonderen, zu dieſem Zwecke eigens beſtimmten Apparaten, in den ſogenannten Keimdrüſen, die der Eier in den weiblichen Keimdrüſen, den Eierſtöcken (ovaria), die der Samenkörperchen in den männlichen, der ſog. Hoden (testes). Weibliche und männliche Keimdrüſen liegen im Innern des thieriſchen Körpers neben den übrigen Eingeweiden und bilden durch ihre Beziehungen zu den Zeugungsſtoffen die weſentlichſten, in vielen Fällen ſogar die einzigen Beſtandtheile der ſog. Geſchlechtsorgane (genitalia). Wo neben ihnen keine andere Geſchlechtstheile vorkommen, geſchieht die Löſung der Eier und Samenkörperchen durch Dehiscenz der Wandungen, durch welche dieſelben dann entweder unmittelbar nach außen gelangen (wie z. B. bei den Scheibenquallen), oder — es richtet ſich das natürlich nach der Lage der Keimdrüſen — zunächſt in die Leibeshöhle hinein fallen (z. B. bei den Polypen, den Cycloſtomen, Aalen). Von hier werden die Keimſtoffe durch beſondere Oeffnungen (die in einigen Fällen jedoch nur einen temporären Beſtand haben und ſich jedesmal für die Ausführung der Eier und Samenkörperchen neu bilden ſollen) nach außen geſchafft.

In der Regel finden ſich übrigens zu dieſem Zwecke noch beſondere Leitungsapparate, ſog. Ausführungsgänge, Eileiter (oviductus) und Samenleiter (vasa deferentia), die durch ihre Anweſenheit die Zahl der Geſchlechtsorgane vergrößern. Wie die Ausführungsgänge einer Drüſe, ſtehen dieſelben gewöhnlich mit den keimabſondernden Organen in einem continuirlichen Zuſammenhange. Indeſſen fehlt es auch nicht an Beiſpielen — und dieſe bieten uns namentlich die weiblichen Theile der höheren Wirbelthiere —, daß Keimdrüſe und Keimleiter eines derartigen Zuſammenhanges entbehren. Die Zeugungsſtoffe, die in ſolchem Falle, wie bei Abweſenheit des Leitungsapparates, durch Dehiscenz der umgebenden Wandungen frei werden, gelangen dann durch eine beſondere Oeffnung (ostium abdominale) in die Keimleiter und von da nach außen.

Dieſe Ausführungsgänge ſind aber vielleicht nur in den ſeltenſten Fällen bloße Leitungsapparate. Sehr häufig haben ſie auch noch anderweitige Aufgaben. Bald ſollen in ihnen die Zeugungsproducte (durch Umhüllung mit mancherlei verſchiedenen Stoffen, durch Beimiſchung einer Flüſſigkeit u. ſ. w.) noch dieſe oder jene Veränderung erfahren, bald ſollen in ihnen die Eier durch den Contact mit den Samenkörperchen befruchtet werden, oder ſogar bis zur vollſtändigen Ausbildung der Jungen verharren. Unter ſolchen Umſtänden können dieſe Apparate natürlich nicht immer einen einfachen röhrenförmigen Bau beſitzen. Sehr häufig erſcheinen ſie mehr oder minder zuſammengeſetzt, bald mit acceſſoriſchen Gebilden der mannigfachſten Art verſehen, bald in mehrere verſchieden gebaute Abtheilungen zerfallen u. ſ. w.

Aehnliches gilt für die äußeren Geſchlechtsöffnungen der Thiere. Nur da ſind dieſe ganz einfach und ohne beſondere Auszeichnung, wo ſich ihre Aufgabe darauf beſchränkt, die Zeugungsſtoffe ohne Weiteres nach außen zu entleeren. Sobald ſich damit aber noch anderweitige Leiſtungen verbinden, ſobald etwa der Contact der Zeugungsſtoffe noch innerhalb der Leitungsapparate ſtattfinden ſoll, oder Eier und Jung an gewiſſen ſonſt nicht

Digitized by Google

weiter zugänglichen Localitäten abgesetzt werden, muß durch eine passende Einrichtung jener Oeffnungen diesen Bedürfnissen Genüge geschehen. In solchen Fällen sind die Geschlechtsöffnungen zu besonderen Begattungsorganen entwickelt, mit Legapparaten versehen u. s. w.

Im Allgemeinen dürfen wir annehmen, daß der Bau der Geschlechtsorgane bei den einzelnen Thierarten mit der Entwickelung des geschlechtlichen Lebens Hand in Hand geht. Die Bildung derselben ist um so einfacher, je einfacher sich die Erscheinungen des letzteren gestalten. Begreiflicher Weise sind es nun hauptsächlich die niederen (und wasserbewohnenden) Thiere, die, wie in ihrer Gesammtorganisation und Lebensweise, so auch in dieser Hinsicht durch Einfachheit vor den höheren (und landbewohnenden) Formen sich auszeichnen.

Wenn es nun aber feststeht, daß die Entwickelung und der Bau der einzelnen Geschlechtstheile durch die Leistungen derselben bestimmt wird, so sollte man vielleicht vermuthen, daß die Bildung der Keimdrüsen bei den einzelnen Thieren im Ganzen höchst gleichförmig sei. Die Aufgabe derselben ist ja überall die nämliche und eine solche, die keinerlei wesentliche Complicationen zuläßt. Trotzdem theilen aber auch die Keimdrüsen die Mannigfaltigkeit in Bau und Bildung mit den übrigen Theilen des Geschlechtsapparates.

Dieser Umstand wird uns erklärlich, sobald wir berücksichtigen, daß die Quantität der Zeugungsproducte bei den verschiedenen Thieren ganz außerordentlich wechselt, daß die Bildung derselben also auch (die Secretion ist ja im Wesentlichen eine Flächenwirkung) eine verschiedene, bald kleinere, bald größere Absonderungsfläche in Anspruch nimmt. Wo nun aber in dem Bau der keimbereitenden Organe das Bedürfniß der Flächenvergrößerung sich geltend macht, da geschieht dieses aus Sparsamkeitsgründen überall nach dem Typus des Drüsenbaues, der uns denn auch hier in der verschiedenen Bildung der Keimdrüsen mit seiner ganzen Mannigfaltigkeit entgegentritt. Die specielle Form, in der dieser Typus bei den einzelnen Thieren zu jenem Zwecke zur Anwendung kommt, ist allerdings, wie überhaupt bei einer jeden Drüse, außerordentlich wechselnd, allein gewiß nicht zufällig, sondern zweifelsohne durch die mannigfachsten Nebenumstände, durch räumliche und statische Verhältnisse, durch Organisation und Lebensweise, bestimmt.

Wollten wir die einzelnen Formen der Keimdrüsen hier aufzählen (vgl. Burdach a. a. O. S. 75 ff. S. 103 ff., J. Müller, de glandularum structura. Lips. 1830.), so würden wir nur wiederholen müssen, was von den Formen der Drüsen überhaupt gilt. Einfache Schläuche oder Röhren gewinnen sie durch fortgesetzte Ausstülpung allmälig einen zusammengesetzten Bau, dessen Aussehen in mannigfacher Weise durch Länge und Weite, Zahl und Richtung der einzelnen Ausstülpungen modificirt ist. In vielen Fällen verwandeln sich die röhrenförmigen Ausstülpungen in gestielte Beutel, oder zerfallen sogar in eine Anzahl isolirter, vollständig geschlossener rundlicher Bläschen. Wir werden bei einer späteren Gelegenheit auf den feineren Bau dieser Theile nochmals zurückkommen, und können wir uns hier deshalb mit diesen Andeutungen begnügen. Nur das wollen wir noch erwähnen, daß die keimbereitenden Organe auch insofern das Schicksal der übrigen Drüsen theilen, als ihre einzelnen Elemente bald lose und frei neben einander liegen, bald aber durch eine größere oder geringere Menge von Bindegewebe, Blutgefäßen u. s. w. (durch das sog. Keimlager, stroma) zu einer gemeinsamen Masse unter sich vereinigt sind. Es sind das Verschieden-

Digitized by Google

heiten, die ebenfalls nur aus gewissen Nebenumständen resultiren, auf den functionellen Werth der einzelnen Apparate aber natürlich nicht den geringsten Einfluß ausüben. Die Vereinigung der Drüsenelemente zu einer zusammenhängenden Masse bezweckt im Wesentlichen Nichts, als eine sichere Verpackung derselben, und wird überall da gesehen, wo (wie bei den größeren Thieren, namentlich den Landbewohnern u. s. w.) der Gesichtspunkt der Sicherheit in Betracht kommt und die Bildung des Circulationsapparates (Anwesenheit eines capillaren Gefäßnetzes) eine hinreichende Blutzufuhr für die einzelnen Elemente sichert. Vor allen werden es daher die Wirbelthiere sein, die eine solche Bildung uns vorführen. Und in der That ist der wahre Bau der Keimdrüsen nirgends so allgemein durch die Vereinigung der einzelnen Elemente zu einer compacten Masse dem ersten Blicke entzogen, als bei den Wirbelthieren. Alle die kugeligen oder bohnenförmigen, plattenförmigen, sackförmigen Keimdrüsen, die hier vorkommen, verdanken ihre Gestaltung jenem vereinigenden Bindegewebe (stroma). Hinter einer einfachen Form versteckt sich hier derselbe complicirte Bau, der in anderen Thieren (sehr schön namentlich bei den Insecten) ohne Weiteres frei zu Tage liegt.

Ueber die sonstigen Verhältnisse des Genitalapparates, Gruppirung, Lage, Anordnung u. s. w. läßt sich kaum etwas Allgemeines anführen, da dieselben durch die jedesmaligen Bedürfnisse der Gewichtsvertheilung im Körper bestimmt sind, und diese bei den einzelnen Formen nach Größe, Bewegungsart, Aufenthalt u. s. w. auf das Verschiedenste wechseln. Die Keimdrüsen, die in der Regel nicht nur von den gesammten Geschlechtstheilen die ansehnlichsten sind, sondern überhaupt auch durch Größe und Gewicht unter den Eingeweiden sich auszeichnen, liegen gewöhnlich etwa in der Mitte des Körpers, nahe dem Schwerpunkte, wo sie nach bekannten mechanischen Gesetzen mit dem geringsten Kraftaufwand getragen werden. Nur in seltenen Fällen zeigen dieselben bedeutendere Abweichungen von dieser Lage, und immer nur dann, wenn sie verhältnißmäßig klein und leicht sind. So liegen z. B. die Hoden der meisten Säugethiere in besonderen Ausackungen der Leibeshöhle (den Scrotalhöhlen) neben der äußeren Geschlechtsöffnung, von wo sie indessen zur Zeit der Brunst nicht selten, wenn sie an Umfang und Schwere beträchtlich zunehmen, nach vorn in die Leibeshöhle hineinrücken.

Die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen verlaufen von da gewöhnlich nach hinten, so daß die Geschlechtsöffnungen dann am Hinterleibsende, in der Nähe des Afters angetroffen werden und nicht selten sogar mit diesem (zur Bildung einer sog. Cloake) zusammenfallen. Aber auch hiervon giebt es, namentlich unter den niederen Thieren zahlreiche Ausnahmen, Fälle, in denen die Geschlechtsöffnungen mehr oder minder weit nach vorn, bis zum Eingang in den Verdauungscanal, emporrücken.

Bei den seitlich symmetrischen Thieren erscheint der Geschlechtsapparat im Allgemeinen vollkommen paarig. Es finden sich hier zwei Keimdrüsen, zwei Ausführungsgänge u. s. w., die in gleichen Abständen rechts und links neben der Mittellinie gelegen sind und beide Körperhälften ganz gleich beschweren [1]). Sehr häufig stoßen übrigens bei solcher Anordnung die gleichna-

[1]) Daß der seitlich symmetrische, wie auch der radiäre Bau der Thiere im Wesentlichen aus den Bedürfnissen einer gewissen gleichmäßigen Gewichtsvertheilung im Körper resultire, habe ich an einem anderen Orte (Vgl. Anat. und Physiol. von Bergmann und Leuckart S. 391) nachgewiesen.

Digitized by Google

migen Gebilde in der Mittellinie auf einander, um mehr oder minder vollständig zu einer gemeinsamen Masse zu verschmelzen. So namentlich die Enden der Ausführungsgänge, wenn sie, wie z. B. bei den Wirbelthieren, den Insecten u. s. w. in der Spitze des Hinterleibes ausmünden. In solchen Fällen ist nur eine einzige mittlere Geschlechtsöffnung vorhanden, die dann auch nach innen gewöhnlich in einen kürzeren oder längeren unpaaren Canal hineinführt. Bekanntlich giebt es übrigens auch zahlreiche Beispiele [1]) einer mittleren Verwachsung bei den Geschlechtsdrüsen (unter den Fischen, Krebsen, Tausendfüßlern, Insecten u. s. w.).

Auch Störungen der seitlichen Symmetrie sind keineswegs selten, Fälle, in denen beide Hälften des Geschlechtsapparates ungleich entwickelt sind, oder in denen überhaupt nur die eine Hälfte desselben bei den ausgebildeten Thieren vorkommt. Das bekannteste Beispiel dieser Art bieten uns die weiblichen Vögel, die beständig nur einen ausgebildeten (linken) Eileiter, auch gewöhnlich nur einen einzigen (linken) Eierstock besitzen. Es sind gewisse specielle Bedürfnisse, die sich in solchen Eigenthümlichkeiten aussprechen, bei den Vögeln z. B. dasselbe Bedürfniß nach Sparsamkeit in Raum und Gewicht, das in den mannigfachsten Zügen den Gesammtbau dieser Thiere beherrscht und aus der Bewegungsweise derselben mit mechanischer Nothwendigkeit hervorgeht. So interessant solche Eigenthümlichkeiten auch für die jedesmalige Organisation und Lebensweise der einzelnen Formen erscheinen, so haben sie doch für eine allgemeinere Betrachtung nur eine untergeordnete Bedeutung. Wir wollen es deshalb auch unterlassen, noch weiter hier auf dieselben einzugehen.

Bei den Thieren mit ausgeprägtem strahlenförmigen Bau ist die keimbereitende Fläche über eine größere Anzahl von Geschlechtsdrüsen vertheilt. Statt zweier Eierstöcke finden sich bei diesen 4 oder 8 oder 16 u. s. w. (in anderen Formen auch 5, 10 u. s. f.), die dann aus statischen Gründen in gleichen und regelmäßigen Abständen den Umkreis der Längsachse einnehmen. Sind in diesen Fällen besondere Ausführungsgänge an den Geschlechtsdrüsen vorhanden, so bleiben dieselben nicht beständig isolirt.

Obgleich nun übrigens der Besitz besonderer drüsiger Apparate für die Production der Zeugungsstoffe in den meisten Fällen nothwendig sein möchte, so giebt es doch einige Thierformen, und zu ihnen gehören nach meinen Beobachtungen (Beiträge zur Kenntniß wirbelloser Thiere von Frey und Leuckart, S. 86) namentlich die Kiemenwürmer, die der eigentlichen Geschlechtsorgane entbehren. In solchen Fällen entstehen die Eier und Samenkörperchen frei in der Leibeshöhle. Auf den ersten Blick scheint dieser Umstand sehr auffallend, indessen wird man bei näherer Ueberlegung doch wohl finden, daß er keineswegs so ganz unerhört ist. Der Unterschied von der gewöhnlichen Bildung ist in der That nur ein relativer. Die Drüsenfläche, die sonst in Form eines mehr oder minder complicirten Organs entwickelt ist, fällt hier mit der inneren Auskleidung der Leibeshöhle zusammen. Ebenso wird ja auch bekanntlich bei vielen Thieren die Stelle einer isolirten Leber von der Wandung des Darmes, die der Kiemen von der Körperoberfläche vertreten u. s. w.

---

[1]) Man vgl. hier das Detail in den Lehrbüchern für Zootomie von R. Wagner, Stannius und Siebold u. s. w., oder in meiner Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane. Göttingen bei Vandenhoeck und Ruprecht 1847.

Digitized by Google

1. Von den Geschlechtern.

Wir dürfen es als Regel ansehen, daß die Eier und Samenelemente der Thiere in verschiedenen Individuen bereitet werden, daß die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane und mit ihnen die entsprechenden Aufgaben des geschlechtlichen Lebens sich über verschiedene Thiere vertheilen. Allerdings giebt es zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel, ganze Gruppen von Thieren (unter den Mollusken die Lungenschnecken, Nacktschnecken, Flossenfüßler, Tunicaten u. a., unter den Würmern die Regenwürmer, Egel, Plattwürmer, Bandwürmer, Strudelwürmer, unter den Akalephen die Rippenquallen u. s. w.), die durch eine zwitterhafte Vereinigung beider Geschlechtsorgane in demselben Körper (durch sogenannten Hermaphroditismus) vor den übrigen sich auszeichnen; aber die Menge dieser Thiere ist doch ungleich geringer, als die der getrennt geschlechtlichen Arten. In früherer Zeit ist man freilich mit der Annahme eines Hermaphroditismus außerordentlich freigiebig gewesen. Noch vor wenigen Decennien hielt man die Mehrzahl der niederen Thierformen (die Polypen, Medusen, Echinodermen, Muscheln, Ringelwürmer u. a.), selbst zahlreiche Krebse, Insecten und Fische für Zwitter, während wir gegenwärtig wissen — und diese Einsicht verdanken wir den sorgfältigen mikroskopischen Analysen der Geschlechtsproducte durch Milne Edwards, Wagner, Kölliker u. A. —, daß dieselben entweder durchgehends, wie die Fische, Insecten, Medusen, Polypen, getrennten Geschlechtes sind, oder doch nur einige sehr wenige zwitterhafte Formen enthalten. Zu diesen letzteren gehören unter den Krebsen z. B. die Cirripedien, unter den Muscheln die Genera Cyclas, Pisidium, Pecten, unter den Echinodermen das Genus Synapta u. n. a.

Durch diesen Dualismus des Geschlechtes unterscheiden sich die Thiere in auffallender Weise von den vegetabilischen Organismen, die bekanntlich mit wenigen Ausnahmen männliche und weibliche Theile in derselben Blüthe (demselben Individuum) vereinigen. Aber dieser Unterschied wird uns erklärlich, sobald wir die sonstigen Eigenthümlichkeiten der Thiere und Pflanzen in ihrer Beziehung zu den Geschlechtsverhältnissen berücksichtigen, sobald wir namentlich die freie Bewegung der ersteren mit der Befestigung der letzteren vergleichen. Was bei den Pflanzen durch unmittelbare Vereinigung, durch Nähe und Anlagerung der geschlechtlichen Organe vermittelt werden mußte, der Contact der männlichen und weiblichen Zeugungsstoffe, ohne den keine geschlechtliche Fortpflanzung möglich ist, dasselbe konnte bei den Thieren auch dann noch geschehen, wenn jene Organe räumlich getrennt, auf verschiedene Einzelwesen übertragen wurden. In physiologischer Beziehung erscheint diese Vertheilung der weiblichen und männlichen Organe als eine Arbeitstheilung, die für den Haushalt der Thiere — so dürfen wir von vornherein schon vermuthen — gewiß in ähnlicher Weise ihre Bedeutung haben wird, wie die Arbeitstheilung auf dem Gebiete des individuellen Lebens durch die ausschließliche Bestimmung der einzelnen Organe für gewisse Leistungen. (Vergl. Milne Edwards, Introduction à la Zoologie génér. p. 157.)

Man hört nicht selten die Behauptung, daß männliche und weibliche Individuen einer Thierform nach Ausstattung und Thätigkeiten nicht bloß unter sich verschieden, sondern einander entgegengesetzt seien. Eine solche Auffassung müssen wir jedoch auf das Entschiedenste zurückweisen. Die Lehre von dem Gegensatz der Geschlechter, die zunächst aus gewissen unklaren und mysti-

Digitized by Google

schen Vorstellungen von der Begattung und Befruchtung hervorgegangen ist, stammt aus einer Zeit der naturhistorischen Forschung, in der man meinte, mit den Begriffen von Polarität, polarem Verhalten u. s. w. das Leben in allen seinen Erscheinungen erklären zu können. Männliche und weibliche Producte, Organe, Individuen sollten sich hiernach verhalten, wie + und —; »als ob die Natur mit Geschlecht und Geschlechtsstoffen hantierte, wie ein Physiker mit Elektricität und Leidenen Flaschen!«

Durch die Annahme eines solchen Gegensatzes wird die Trennung der zweierlei Geschlechter natürlich viel bedeutsamer gemacht, als sie es in Wirklichkeit ist. Der Begriff des einen, wie des anderen Geschlechts schließt sich dadurch zu einem bestimmten innerlich zusammenhängenden Ganzen ab, das nichts Anderes neben sich zuläßt. Die Lehre von dem Gegensatz der Geschlechter muß in ihren Consequenzen dahin führen, die physiologische Möglichkeit und damit denn auch natürlich die Existenz des Hermaphroditismus zu läugnen [1]).

Eine unbefangene und vorurtheilsfreie Naturbetrachtung zeigt uns zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtstheilen keinen anderen Gegensatz, als überhaupt zwischen zweien Organen und Organengruppen, die sich in ihren Leistungen gegenseitig unterstützen und ergänzen. Die räumliche Vertheilung auf zweierlei Individuen an sich kann keinen Unterschied bedingen. Allerdings sind die Geschlechtstheile die einzigen Organe, die sich bei den höheren, isolirt lebenden Thieren über zweierlei Individuen vertheilen, allein das hängt in augenscheinlicher Weise mit ihrer physiologischen Stellung zusammen. Wären sie für die Erhaltung des individuellen Lebens eben so nothwendig, wie etwa die Ernährungsorgane oder Bewegungswerkzeuge, so würde der geschlechtliche Dualismus auch eben so unmöglich sein, wie etwa eine Vertheilung von Mund und Greifwerkzeugen, oder Darm und Locomotionsapparat. Unter gewissen Umständen kommt übrigens auch hier eine solche Vertheilung vor, wie wir später noch besonders sehen werden, dann nämlich, wenn die einzelnen Individuen, wie sonst die einzelnen Organe, zu einer zusammenhängenden Masse mit gemeinschaftlicher Nutrition unter sich verbunden sind. Wie männliche und weibliche Thiere, so unterscheiden wir dann, je nach der Art und dem Umfang der Arbeitstheilung, vielleicht eigene Ernährungs- und Bewegungsthiere, Individuen, die ausschließlich zum Ergreifen der Beute, zum Schutze bestimmt sind u. s. w. (R. Leuckart, über den Polymorphismus oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur.)

Die physiologischen Motive einer solchen Arbeitstheilung sind im Allgemeinen nicht schwer zu bezeichnen. Es sind im Grunde dieselben, die eine jede Arbeitstheilung, auch auf dem Gebiete des praktischen Lebens, in unseren Augen rechtfertigen, es sind die Vortheile, die damit verbunden sind, vor Allem Ersparniß an Kraft und Zeit für andere neue Leistungen. In dem Dualismus des Geschlechtes sehen wir nichts Anderes, als eine mechanische Veranstaltung, aus der gewisse Vortheile hervorgehen. Die Bedeutung dieser Vortheile wird uns nicht entgehen können, wenn wir nur den ganzen

---

[1]) Die physiologischen Gründe, die der berühmte dänische Zoolog Steenstrup gegen die Existenz des Hermaphroditismus geltend macht (Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur. Greifswald 1846. S. 10), ergeben sich in der That aus der Lehre vom Gegensatz der Geschlechter mit logischer Nothwendigkeit.

Digitized by Google

Umfang des geschlechtlichen Lebens und der geschlechtlichen Leistungen, vornehmlich bei den höheren Thierformen, überblicken. Wir sagen gewiß nicht zu viel, wenn wir behaupten, daß zahlreiche Thiere ohne geschlechtliche Arbeitstheilung unmöglich alle ihre sonstigen Beziehungen zu der umgebenden Natur zu erfüllen im Stande sein würden.

Wenn wir nun aber einmal in dem geschlechtlichen Dualismus eine physiologisch vortheilhafte Einrichtung, nicht einen an sich bedeutsamen Typus des thierischen Lebens erkannt haben, dann wird uns auch die hermaphroditische Vereinigung der Generationsapparate in demselben Körper nicht mehr so »widersinnig und abnorm« erscheinen, als man wohl hier und da behauptet hat.

Schon im Voraus läßt sich für gewisse Lebensformen die Nothwendigkeit oder doch wenigstens die Zweckmäßigkeit derselben erschließen. Wo durch Organisation und Lebensweise die Möglichkeit eines Contactes zwischen den Zeugungsstoffen verschiedener Individuen verhindert oder auch nur erschwert ist, wo also ähnliche Verhältnisse wiederkehren, wie bei den Zwitterpflanzen, da wird auch unter den Thieren der Hermaphroditismus gerechtfertigt erscheinen.

Auf solche Weise begreifen wir zunächst den Hermaphroditismus gewisser pflanzenartig festsitzender Thiere, der Cirripedien, Ascidien u. a., die durch ihre Bewegungslosigkeit der Mittel einer gegenseitigen Einwirkung beraubt sind. Allerdings giebt es neben diesen Geschöpfen noch eine beträchtliche Menge von Formen, die, gleich den Diöcesisten, trotz ihrer Befestigung getrennten Geschlechtes sind (Polypen, viele Muscheln, Würmer); allein das kann die Wahrheit unserer Erkenntniß in keinerlei Weise beeinträchtigen. Es beweist das nur, daß die Befestigung kein absolutes Hinderniß für den geschlechtlichen Dualismus ist, daß die Natur in ihrem Haushalte selbst unter gewissen ungünstigen Verhältnissen ihre Zwecke zu verwirklichen versteht. Es möchte auch in der That nicht eben schwer sein, die Wege zu bestimmen, auf denen bei zweigeschlechtlichen festsitzenden Geschöpfen ein Contact der Zeugungsproducte noch immer möglich wird. Wir müssen nur bedenken, daß alle solche festsitzende Thiere im Wasser leben, in einem Medium, in dem die Zeugungsproducte nicht bloß flottiren, sondern auch in mannigfacher Weise durch fremde Kräfte (gleich den Pollen der diöcischen Gewächse durch Wind, Insecten u. dgl.) umhergeführt werden und zum Theil sogar wie die Samenkörperchen, durch eigene Thätigkeit sich bewegen; wir müssen ferner bedenken, daß die meisten dieser Geschöpfe in größeren oder kleineren Gruppen und Haufen neben einander vorkommen [1]) u. s. w. Und sollte dabei auch vielleicht durch die Ungunst der Verhältnisse ein größerer Ausfall entstehen, sollten dabei auch vielleicht viele Tausende und Hunderttausende von Eiern und Samenkörperchen das Ziel ihrer nächsten Bestimmung verfehlen, so wird doch immer noch durch die Productivität solcher Geschöpfe ein hinreichender Ersatz erzielt werden können. Es ist allerdings einleuchtend, daß dieser Verlust durch eine Zwitterbildung großentheils zu vermeiden gewesen wäre, allein das zeigt uns nur die Vorzüge des Hermaphroditismus unter gewissen Verhältnissen, involvirt an sich jedoch noch nicht die Nothwendigkeit desselben.

---

[1]) Bei Tendra zostericola, einem kleinen coloniebildenden Moosthierchen, schlüpfen die Samenkörperchen aus den männlichen Individuen sogar durch besondere Oeffnungen in die Leibeshöhle der weiblichen Thiere hinüber, um hier die Eier zu befruchten (Nordmann, Ann. des sc. nat. 1839. T. XI. p. 191).

Digitized by Google

Die thierische Schöpfung besteht nun aber nicht etwa bloß aus beweglichen und bewegungslosen Arten, die als verschiedene Bildungen einander gegenüber ständen, sondern verknüpft diese beiden Lebensformen durch die mannigfachsten Uebergänge. Eine zunehmende Abstufung der locomotorischen Fähigkeiten führt aus der ersteren Gruppe allmälig in die andere hinüber. Die Zwitterbildung wird sich unter solchen Umständen denn auch nicht ausschließlich auf gewisse festsitzende Thierformen beschränken. Für träge, langsam bewegliche Geschöpfe wird sie eben so bedeutungsvoll sein, als für solche, die nach Art der Pflanzen der Locomotion vollständig entbehren. In der That giebt es auch zahlreiche Zwitter, deren Hermaphroditismus wohl nur dem angedeuteten Verhältnisse seine physiologische Berechtigung verdanken möchte. Wo langsam bewegliche Thiere getrennten Geschlechtes sind (wie z. B. die Echinodermen, Muschelthiere u. a.), da ist dieses in derselben Weise, wie bei festsitzenden Arten, durch Aufenthalt im Wasser und haufenweises Vorkommen möglich geworden. Sobald solche Thiere dagegen das Land bewohnen (Landschnecken) oder in der Erde graben (Regenwürmer), sobald sie statt der Tiefe des Gewässers die Ufer und Küsten, die Oberfläche der Klippen und Wasserpflanzen zum Aufenthalte haben (Nacktschnecken u. a.), sobald sie durch isolirtes Vorkommen, durch Kleinheit (Strudelwürmer) oder äußere Hindernisse (Eingeweidewürmer) von einander fern gehalten sind, wird die Zwitterbildung gewiß weit zweckmäßiger als irgend eine andere Einrichtung erscheinen. In allen solchen Fällen ist dieselbe ein Mittel zur Vergrößerung der Nachkommenschaft — nicht auf directem Wege durch Vermehrung der Productivität, sondern auf indirectem Wege durch Erleichterung und Sicherung des Contactes zwischen den Zeugungsproducten.

Aus dem erörterten physiologischen Zusammenhange zwischen den Aeußerungen des geschlechtlichen Lebens auf der einen Seite und der Bewegungsfähigkeit auf der anderen erklärt es sich auch, warum die Abtheilungen der Wirbelthiere und der Insecten keinen einzigen Fall [1]) von hermaphroditischer Vereinigung der Zeugungsorgane in demselben Körper uns vorführen. Es sind das eben jene Gruppen des Thierreiches, die in allen ihren Formen ohne Ausnahme eine gewisse Schnelligkeit der Bewegung besitzen.

Wo die hermaphroditischen Thiere bei ihrer Organisation und Lebensweise (Befestigung, Aufenthalt in geschlossenen Räumen) ohne die Mittel einer gegenseitigen Annäherung sind, da müssen die einzelnen Individuen natürlich sich selber genugthun. In den übrigen Fällen, in denen eine solche Annäherung aus irgend welchen Gründen nur erschwert ist, mag allerdings gelegentlich gleichfalls hier und da (wie man das bei den Schnecken u. a. bemerkt hat) eine Selbstbefruchtung vorkommen. Gewöhnlich findet sich in solchen Fällen aber doch eine wechselseitige Befruchtung, wie bei den Thieren mit getrennten Geschlechtern, nur daß beide Individuen dabei zugleich in männlichem und weiblichem Sinne agiren. Die Vortheile des Hermaphroditismus bestehen unter solchen Umständen darin, daß statt eines einzigen Thieres beständig deren zwei befruchtet werden. Der Hermaphroditismus bietet auch unter solchen Umständen — das wird selbst Herr C. Vogt trotz seiner geistreichen Bemerkung in den Bildern aus dem Thierleben S. 223 zugeben müssen — eine größere Garantie für die Erhaltung der Art, die

[1]) Es gilt das natürlich nur für die normalen Zustände. Abnormer Weise findet sich dagegen auch bei diesen Thieren bisweilen ein wirklicher Hermaphroditismus, wenigstens in anatomischer Hinsicht.

Digitized by Google

sonst bei den Schwierigkeiten der geschlechtlichen Annäherung leicht gefährdet sein würde. Soll die Zwitterbildung nun aber wirklich zur Erleichterung und Sicherung des Contactes zwischen den Zeugungsproducten dienen, so ist es nothwendig, daß die Reife der Eier und Samenkörperchen bei den einzelnen Individuen in dieselbe Zeit falle. Allerdings ist das nun auch bei den Zwitterthieren die Regel. Nichtsdestoweniger giebt es indessen manche Hermaphroditen (auch unter den Pflanzen, wie z. B. Euphorbia Cyparissias, Epilobium angustifolium), deren weibliche und männliche Theile in verschiedenen Zeiten zur Entwickelung kommen. In diesen Fällen ist natürlich eine Selbstbefruchtung ebenso unmöglich, als überhaupt eine jede gleichzeitige weibliche und männliche Thätigkeit. Solche Thiere schließen sich an die Arten mit getrenntem Geschlecht an und unterscheiden sich von diesen nur dadurch, daß im Laufe des individuellen Lebens bei ihnen ein Wechsel des Geschlechtes auftritt, daß dieselben Individuen das eine Mal Eier, das andere Mal Samenkörperchen produciren. Das auffallendste Beispiel dieser Art bieten uns nach Krohn's Beobachtungen (Ann. des scienc. nat. 1846. T. VI. p. 118) die Salpen, bei denen zwischen der Entwickelung der weiblichen und männlichen Keimstoffe eine sehr geraume Zeit liegt. Ob es sich bei manchen Muschelthieren ähnlich verhält, wie man früher (Baster) behauptete und neuerlich wiederum beobachtet haben will, müssen wir einstweilen noch dahin gestellt sein lassen [1]).

a. Die äußeren Geschlechtsverschiedenheiten.

Den Dualismus des Geschlechtes haben wir oben als den anatomischen Ausdruck einer Arbeitstheilung auf dem Gebiete des geschlechtlichen Lebens bezeichnet. Wie die einzelnen Organe des Körpers ausschließlich in dieser oder jener Weise für die Lebenszwecke verwendet werden, so sind auch die einzelnen Geschlechter ausschließlich für die Production des einen oder anderen Zeugungsstoffes bestimmt. Das Fortpflanzungsmaterial wird in den weiblichen Individuen zu Eiern, in den männlichen zu Samenkörperchen.

Durch die Bildung dieser Zeugungsstoffe ist den Aufgaben des geschlechtlichen Lebens in vielen Thieren schon völlig Genüge geleistet. Es sind das eben jene Geschöpfe, bei denen sich die Erscheinungen der Fortpflanzung überhaupt sehr einfach gestalten, bei denen die Befruchtung und Entwickelung außerhalb des Körpers vor sich geht und höchstens durch die Annäherung der beiden Geschlechter in Etwas erleichtert wird.

In den übrigen Fällen ist das Schicksal der Zeugungsstoffe aber noch an gewisse andere, mehr oder minder engbegrenzte Bedingungen geknüpft. Da müssen die beiden Geschlechter zum Zwecke der inneren Befruchtung sich

---

[1]) Eine Thatsache ist es jedenfalls, daß bei unseren gewöhnlichen Süßwassermuscheln nicht selten Zwitter vorkommen (vgl. Baer, Froriep's Notiz. Bd. XII.). Ich beobachtete dasselbe noch jüngst bei einer Unio, und konnte auch Prof. Bischoff davon überzeugen, daß männliche und weibliche Zeugungsproducte derselben vollständig entwickelt waren. Die linke Seite unseres Individuums war männlich, eben so die hintere Hälfte der rechten Seite, während dagegen die vordere Hälfte statt des Hodens einen Eierstock, statt der Spermatozoen Eier enthielt. — Bei der im Ganzen unverkennbaren (wenn auch mitunter etwas trügerischen) Formverschiedenheit der männlichen und weiblichen Flußmuscheln wird man solche Beobachtungen indessen wohl schwerlich in dem oben angeführten Sinne deuten können.

Digitized by Google

aufsuchen und durch eine Begattung sich auf das Innigste vereinigen, da verlangen die Eier oder Jungen zu ihrer Erhaltung eine besondere Vorsorge, passenden Aufenthalt, Schutz und Pflege. Zu den allgemeinen Erscheinungen des geschlechtlichen Lebens gesellt sich in solchen Fällen noch eine anderweitige Gruppe von Thätigkeiten, die sich äußerlich von den Veranstaltungen zur individuellen Erhaltung mehr oder minder auffallend unterscheidet, sonst aber in ähnlicher Weise durch Instincte und Triebe der mannigfaltigsten und wunderbarsten Art geregelt ist.

Auch diese weiteren Aufgaben des geschlechtlichen Lebens verfallen natürlich dem physiologischen Gesetze der Arbeitstheilung. In passender Weise werden sie zum Theil dem männlichen, zum Theil dem weiblichen Geschlechte übertragen. Die männlichen Individuen übernehmen es gewöhnlich[1]), die Weibchen zum Zwecke der Befruchtung aufzusuchen, sie zur Begattung zu reizen und bei dem Acte zu umklammern, während den letzteren dagegen die mannigfachen, je nach den Bedürfnissen der Eier oder Jungen wechselnden Aufgaben der Brutpflege anheimfallen.

Es ist leicht einzusehen, daß solche besondere Thätigkeiten der beiden Geschlechter auch eine besondere, den jedesmaligen Leistungen entsprechende Ausrüstung und Organisation voraussetzen, und zwar um so mehr, je auffallender und verschiedener sich die Leistungen gestalten, je weiter sie sich von den gewöhnlichen Zügen des individuellen Lebens entfernen. Daher erklären sich alle jene sonderbaren Verschiedenheiten in der Bildung der männlichen und weiblichen Thiere, die innerhalb derselben Art so häufig uns aufstoßen und gewöhnlich unter dem Namen der Geschlechtsunterschiede oder Geschlechtseigenthümlichkeiten zu einem gemeinsamen Bilde zusammengefaßt werden.

Schon bei einer anderen Gelegenheit haben diese Besonderheiten und Unterschiede der männlichen und weiblichen Individuen in diesem Werke ihre Darstellung gefunden. (Bd. I. S. 577, Art. Geschlechtseigenthümlichkeiten von A. A. Berthold und Bd. III. Abth. 1 S. 18, Art. Schwangerschaft von Litzmann. Vergl. außerdem Bergmann und Leuckart a. a. O. S. 551 ff.) Wir können uns hier deshalb kurz fassen und damit begnügen, dieselben nach den oben erwähnten Gesichtspunkten in einige natürliche Gruppen neben einander zu stellen.

Obenan unter den Eigenthümlichkeiten der männlichen Individuen steht die Ausstattung mit besonderen Begattungsorganen, die

[1]) Wie groß in manchen Fällen die Ausgaben seien, die den männlichen Individuen aus diesen Leistungen erwachsen, darüber giebt uns eine einfache Vergleichung des producirten Bildungsmateriales in den beiden Geschlechtern Aufschluß. Die Hoden eines Sperlings wiegen zur Zeit der Reife bei einem Körpergewicht von 25 Gr. nur 0,68 Gr. Wenn etwa drei Viertheile dieses Gewichtes auf das Sperma kommen (0,51), wenn ferner diese Menge vier Mal im Jahre producirt wird, so bekommen wir 100 : 10 — während das Weibchen 100 : 120 erübrigt. (Bekanntlich wird auch von dem Manne eine bei Weitem größere Durchschnittsmenge von Kohlensäure producirt, als von dem Weibe. Valentin giebt einen stündlichen Unterschied von 5 Gr. für den Kohlenstoff allein an.) Indessen ist dieses Verhältniß nicht in allen Fällen dasselbe. Bei den Fischen, bei denen das Zeugungsgeschäft in männlichen und weiblichen Individuen sich viel gleichmäßiger gestaltet, wird auch sehr viel mehr Sperma producirt. Bei dem männlichen Lachs und Barsch fand ich ziemlich übereinstimmend = 100 : 5, bei dem männlichen Häring sogar = 100 : 16, während die weiblichen Fische ziemlich gleichmäßig ein Verhältniß = 100 : 24 darbieten.

Digitized by Google

zum Einbringen in die weibliche Geschlechtsöffnung, zum Ueberführen der Samenelemente in die inneren weiblichen Organe bestimmt sind. In der Regel erscheinen diese Gebilde als cylindrische Anhänge an der männlichen Geschlechtsöffnung, die durch eine kräftige Musculatur oder ein eigenes erectiles Gewebe, hier und da auch noch durch eingelagerte Knochen, fibröse oder hornige Theile einen gewissen Grad von Festigkeit erlangen. Zum Fortleiten des Sperma sind dieselben mit einem Canale versehen, der meistens eine unmittelbare Fortsetzung des Samenleiters darstellt. Er durchsetzt entweder die Längsachse des Begattungsgliedes (penis) oder verläuft als eine Rinne auf der äußeren Fläche desselben.

Es giebt aber auch Thiere, in denen die Begattungsorgane der männlichen Individuen von der Geschlechtsöffnung mehr oder minder weit entfernt liegen. Zu ihnen gehören u. a. die Libellen, Spinnen, einige achtarmige Cephalopoden (Argonauta) u. s. w. In diesen Fällen wird dann das Sperma zunächst in eine Tasche übertragen, die im Grunde der Begattungsorgane gelegen ist und sich in den Leitungscanal derselben fortsetzt. Obgleich wir nun übrigens solche Organe nach ihrer Function mit Recht als Begattungswerkzeuge betrachten, so dürfen wir sie doch nicht in jeder Beziehung den ersterwähnten Gebilden an die Seite stellen. Während diese in der Regel ausschließlich für die Zwecke des geschlechtlichen Lebens vorhanden sind, erscheinen jene gewöhnlich als Organe von einer sogenannten typischen Bedeutung, die durch ihre Existenz gewissen allgemeineren Organisationsverhältnissen entsprechen und, so zu sagen, nur beiläufig in den männlichen Individuen für die Uebertragung der Samenelemente bestimmt wurden. So sind die Begattungsorgane der männlichen Spinnen eigentlich Taster, die der Argonauten (die sogenannten Hectocotylen) Arme u. s. w.

Die Verschiedenheiten in der Bildung und Anordnung dieser Apparate werden sich ohne Zweifel beständig durch die Bedürfnisse der einzelnen Thierformen rechtfertigen lassen. Freilich sind unsere Kenntnisse in dieser Beziehung einstweilen noch sehr dürftig. Wenn wir es auch vielleicht einsehen, warum z. B. unter den Vögeln bei denjenigen Arten, die sich durch Leichtigkeit und Schnelligkeit des Fluges auszeichnen, die Begattung durch höchst einfache Mittel (nur durch Hervorstülpen der Kloake mit den Ausführungsöffnungen der Samenleiter) vollzogen wird, durch Einrichtungen also, die das Gewicht des Körpers nur unbedeutend vergrößern, so ist es einstweilen doch immer noch ein Räthsel, weshalb z. B. die Argonauten gerade einen Hectocotylusarm besitzen u. s. w.

In der Mehrzahl der Fälle setzt der Gebrauch der Begattungswerkzeuge übrigens noch gewisse Einrichtungen zum Anklammern, wie zum Ergreifen und Festhalten der Weibchen voraus. Die Organe, die für diese Zwecke benutzt werden, sind zunächst natürlich die gewöhnlichen Greifwerkzeuge, die Extremitäten, Mundtheile, Taster u. s. w., die entweder schon ohne Weiteres genügen, oder nur geringer Umgestaltungen bedürfen, um in zweckmäßiger Weise bei dem Begattungsgeschäfte agiren zu können. Daher erklärt es sich denn auch, weshalb diese Gebilde so unendlich häufig bei den männlichen Thieren nicht bloß durch Größe, Form und Beweglichkeit, sondern auch, je nach den Bedürfnissen, durch Runzeln, Saugscheiben, Haken u. s. w. sich auszeichnen. Hier und da finden sich zu diesem Zwecke auch wohl besondere Greifapparate (namentlich bei den Insecten), die dann ge-

Digitized by Google

wöhnlich in der Nähe der Begattungswerkzeuge angebracht sind und meistens eine zangenförmige Bildung haben.

Nicht selten gesellen sich zu diesen Organen auch noch Reizapparate der mannigfachsten Art, um die Weibchen zur Begattung anzuregen. Zu diesen gehören u. a. die sogenannten Liebespfeile der Helicinen, die bekanntlich zu einer mechanischen Einwirkung geschickt sind. Bei den übrigen Thieren wirken diese Gebilde gewöhnlich in anderer, weniger materieller Art, durch das Gesicht, Gehör oder den Geruch, durch deren Hülfe sie bei den weiblichen Individuen gewisse geistige Zustände und Stimmungen hervorrufen, die schließlich, nach der gesetzlichen Verknüpfung der einzelnen Vorstellungen, zu einer instinctmäßigen Erhöhung der Geschlechtslust hinführen. Daher jene zahlreichen Auszeichnungen der Männchen durch Stimmorgane und Gesang, durch Schönheit und Pracht der Farben, durch Schmuck der verschiedensten Art (Federbüsche, Mähnen u. s. w.), durch Drüsen mit riechenden Secreten u. s. w. (vergl. Rudolphi, Beiträge zur Anthropologie und Naturgesch.). Wie solche Auszeichnungen auf die Weibchen einwirken, sieht man sehr deutlich bei den Zirpen, deren stumme Weibchen auf den Gesang der Männchen herbeieilen, sich daran ergötzen und zur Geschlechtslust aufreizen.

Insofern nun diese Ausstattungen der männlichen Thiere als Lockapparate für die Weibchen dienen, erfüllen sie im Wesentlichen dieselben Zwecke der Annäherung, die wir sonst wohl durch eine bessere Begabung der Männchen mit Locomotionsorganen vermittelt sehen. In der Regel werden allerdings schon die gewöhnlichen ortsbewegenden Mittel zum Aufsuchen und Erjagen der Weibchen ausreichen. In manchen Fällen bedarf es indessen zu diesem Zwecke noch gewisser besonderer Bewegungsorgane (hieher der Hautkamm der männlichen Tritonen, die Flügel der männlichen Schildläuse, Sackträger u. s. w.), oder doch wenigstens einer kräftigeren Entwickelung der Extremitäten und des übrigen bewegenden Apparates (Skelet, Muskeln). Ist der Unterschied in der Beweglichkeit der männlichen und weiblichen Thiere beträchtlich, so spricht er sich gewöhnlich auch schon in der Bildung der Sinnesorgane aus. Auch hier sind es dann natürlich die Männchen, zu deren Gunsten dieser Unterschied ausfällt.

Mit der größeren Bewegungsfähigkeit der männlichen Thiere verbindet sich häufig auch noch eine größere Kraft und Wehrhaftigkeit, die sich dann eben so wohl in einer ansehnlichen Körpergröße, als auch in dem ausschließlichen Besitze gewisser Waffen (Hörner, Sporne u. s. w.) ausspricht. Namentlich ist dieses da der Fall, wo eine Art Familienleben stattfindet, wo die Männchen die übrigen Glieder der Familie beschützen, wo sie (bei polygamischen Thieren) den Besitz der Weibchen erkämpfen u. s. w.

Sind unter anderen Verhältnissen dagegen die Motive für eine beträchtlichere Kraftleistung bei dem Männchen hinweggefallen, so ist das Uebergewicht der Körpergröße in der Regel (und oftmals sehr auffallend) auf der Seite der weiblichen Thiere. Der physiologische Grund dieser Erscheinung ist leicht einzusehen. Er beruht in dem Größenunterschiede der Eier und Samenkörperchen, beruht darin, daß eine gewisse Menge von Eiern (oder Jungen) ungleich größere Anforderungen an die räumliche Entwickelung der umschließenden Körpertheile macht, als eine entsprechende Menge von Samenkörperchen.

Die sonstigen Eigenthümlichkeiten der weiblichen Individuen beziehen sich fast ohne Ausnahme auf das Brutgeschäft. Sie sind Einrichtungen zum Schutz oder zur Pflege der Eier und Jungen und richten sich

Digitized by Google

sichtigt sind, sondern nur als Mittel für gewisse physiologisch nothwendige Verhältnisse in Anwendung gezogen werden. Und diese Verhältnisse werden beständig auf dem geeigneten Wege vermittelt, ohne daß dabei die Richtung und Länge des Weges zunächst in Betracht kommt. Es ist allerdings wahr, daß z. B. die flügellosen Weibchen mancher Insecten (Sackträger, Leuchtkäferchen u. s. w.) sehr auffallend an den Larvenzustand erinnern, den die Männchen überschritten haben; allein es giebt auch Fälle, in denen gerade das Gegentheil sich kund thut. So namentlich in der paradoxen Crustaceengruppe der Lernaeaden (Nordmann in den mikrographischen Beiträgen. Heft 2, und van Beneden in den Ann. des sciens. natur. 1851. T. XVI. p. 85), bei denen die Weibchen durch eine Reihenfolge von Metamorphosen zuletzt in einfache Schläuche von ansehnlicher Größe sich verwandeln, während die Männchen dagegen, die als Parasiten auf den Weibchen leben, durch pygmäenhafte Kleinheit (sie verhalten sich in manchen Arten zu den Weibchen = 1 : 3000), durch Gliederung des Leibes und Persistenz gewisser Extremitäten an das — ursprünglich bei beiden Geschlechtern ganz gleiche — Larvenstadium sich anschließen.

Die Zeit, in welcher die Entwickelung der Geschlechtsunterschiede beginnt, zeigt in den einzelnen Thierformen mancherlei Schwankungen, fällt jedoch sehr gewöhnlich in eine ziemlich späte Periode des Lebens. Wir dürfen es als eine allgemeine Regel ansehen, daß dieselben erst dann mit Bestimmtheit hervortreten, wenn die übrigen specifischen Charaktere bereits vollständig ausgebildet sind. Ueberdieß manifestirt sich das spätere Geschlecht nicht etwa zuerst in der Bildung und Ausrüstung des äußeren Körpers, sondern beständig schon vorher in der Entwickelung der inneren Generationsorgane.

Für den Menschen hat man (Sömmerring, Icon. embryon. human. p. 4) allerdings gewisse Charaktere hervorgehoben, die schon vor dem Auftreten und der späteren Gestaltung der Generationsorgane das jedesmalige Geschlecht bezeichnen sollten, allein wir können darauf unmöglich ein großes Gewicht legen. Jene Unterschiede sollen sich in der Form und dem Habitus des Körpers ausdrücken, namentlich in einer verschiedenen Wölbung des Kopfes, der Brust und der Bauchgegend. Aber so viel steht wohl fest, daß diese Charaktere nicht einmal bei den Neugebornen zur Bestimmung des Geschlechts ausreichen. Der Knabe und das Mädchen lassen sich nur durch die Bildung der Genitalien mit Sicherheit von einander unterscheiden. Und doch gehören die Menschen gerade zu denjenigen Geschöpfen, die nicht nur verhältnißmäßig sehr spät geboren werden, sondern auch schon in früher Zeit die bleibende männliche und weibliche Organisation der Geschlechtsorgane erkennen lassen.

Nach der Geburt geht die Entwickelung der Geschlechtseigenthümlichkeiten so ziemlich Hand in Hand mit der Entwickelung der Geschlechtsorgane. Je mehr diese sich ausbilden und der Zeit ihrer Wirksamkeit sich nähern, desto deutlicher werden allmälig alle jene charakteristischen Eigenthümlichkeiten, die wir in ihrem physiologischen Zusammenhange mit den einzelnen Aufgaben des geschlechtlichen Lebens oben kennen gelernt haben. Erst die vollständige Geschlechtsreife bringt diese Auszeichnungen zur völligen Entwickelung.

Unter solchen Umständen liegt es nun nahe, nicht bloß einen zeitlichen, sondern auch einen causalen Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen zu vermuthen. Es ist freilich schwer, nach unseren gegenwärtigen physiologischen Kenntnissen sogar geradezu unmöglich, irgend einen mechanischen Ein-

Digitized by Google

fluß der Generationsorgane auf die Bildungsvorgänge des Körpers zu begreifen; allein das darf natürlich unser Urtheil eben so wenig bestimmen, als es genügt, um jene Vermuthung zu widerlegen. Die Annahme eines bloßen teleologischen Zusammenhanges reicht zur physiologischen Erklärung dieser Erscheinung noch keineswegs aus.

In der That giebt es nun auch eine ganze Reihe von Erfahrungen [1]), die eine Abhängigkeit der Geschlechtseigenthümlichkeiten von den Generationswerkzeugen, wie wir sie vermuthen, auf eine wirklich überzeugende Weise darthun. Oder wie kann man anders die bekannte Thatsache erklären, daß die Entfernung der Keimdrüsen vor der Geschlechtsreife in allen Fällen die Ausbildung der geschlechtlichen Eigenthümlichkeiten verhindert, daß männliche wie weibliche [2]) Castraten für die ganze Dauer ihres Lebens jener Auszeichnungen entbehren, die sonst die Zeit der geschlechtlichen Entwickelung begleiten und mit den mannigfachsten Zügen von da an die Physiognomie des körperlichen und geistigen Lebens beherrschen? Bei unvollständiger und abnormer Bildung der Geschlechtsorgane kann man leicht denselben Einfluß beobachten. Wir besitzen eine große Menge von Fällen, in denen z. B. Individuen mit mißgebildeten männlichen Theilen den Habitus ihres Geschlechtes so wenig entwickelt zeigten, daß sie nicht nur als Weiber getauft, sondern auch als solche verheirathet werden konnten. Ebenso bekannt ist es, daß gewisse weibliche Individuen nicht selten bei vorgerücktem Alter mit der Fähigkeit der geschlechtlichen Vermehrung auch die eigenthümlichen Charaktere des weiblichen Geschlechtes verlieren und den männlichen Thieren ähnlich werden. Das menschliche Weib bekommt allmälig die starke, rauhe Stimme und den Bartwuchs des Mannes, während dagegen die Brüste u. s. w. schwinden. Die Ricken und Hirschkühe setzen im Alter Geweihe auf, wie die Männchen; alte Hühner, Tauben, Enten und andere Vögel schmücken sich mit dem männlichen Gefieder u. s. w. In allen solchen Fällen aber ist es nicht etwa das Alter, welches diese Veränderungen bedingt, sondern ein krankhafter Zustand, eine pathologische Entartung der Geschlechtsdrüsen, die nur im Alter besonders häufig ist, bisweilen aber auch mit ganz demselben Erfolge schon in einer früheren Zeit auftritt. (Greve, Bruchstücke zur Vergl. Anatomie und Physiologie. S. 45; Yarrell, philosoph. transact. for the year 1827. P. II. p. 268.)

In dieselbe Gruppe von Erscheinungen gehört es, wenn wir ferner beobachten, daß eine differente Entwickelung der rechten und linken Hälfte des Geschlechtsapparates, die bei manchen Thieren keine seltene Abnormität ist und mitunter (namentlich bei gewissen Schmetterlingen) zu einem förmlichen seitlichen Hermaphroditismus hinführt, schon äußerlich in der Bildung des

---

[1]) Ein Näheres hierüber s. in Todd's Cyclop. of Anat. and Phys. Vol. II. p. 716 ff. Art. Hermaphroditism von Simpson, der die darauf bezügliche sehr zerstreute und ausgebreitete Literatur vollständig gesammelt hat.

[2]) Für die weiblichen Castraten beim Menschen (unter den Hindus) vgl. man die interessanten Bemerkungen von Roberts, Journal l'expérience. 1843. N. 293. p. 99. Die von demselben untersuchten Personen waren ungefähr 25 Jahr alt, groß, musculös und vollkommen gesund. Sie hatten keinen Busen, keine Warzen, keine Schaamhaare. Der Scheideneingang war vollkommen geschlossen, und der Schaambogen so eng, daß sich die aufsteigenden Aeste der Sitzbeine und die absteigenden der Schaambeine fast berührten. Die ganze Gegend der Schaamtheile zeigte keine Fettablagerung. Ebenso waren die Hinterbacken nicht mehr entwickelt als bei den Männern, während der übrige Körper hinreichend mit Fett versehen war. Es war keine Spur von Menstrualblutung oder eine deren Stelle vertretende vorhanden, auch kein Geschlechtstrieb.

Digitized by Google

Körpers, in Umfang, Färbung, Bau der Fühler u. s. w. sich kundgiebt. Wir kennen Fälle der Art (Ochsenheimer, Schmetterlinge von Europa, Bd. IV. S. 185; Germar, Meckel's Arch. Bd. V. S. 365; Rudolphi, Abhandlungen der königl. Akademie zu Berlin für 1825. S. 55), in denen die eine Seite des Körpers (mit dem Hoden) ganz männlich, die andere (mit dem Eierstocke) ganz weiblich gebildet war.

Alles das sind Thatsachen, die kaum eine zweifelhafte Deutung zulassen, die wir deshalb denn auch mit vollem Recht als anatomische Beweise für die Abhängigkeit der äußeren Geschlechtsunterschiede von der jedesmaligen Bildung der Generationsorgane ansehen.

b. Die Verschiedenheiten der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane.

Im weiteren Sinne des Wortes umfaßt der Begriff der Geschlechtsverschiedenheiten nicht bloß diejenigen Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Thieren, die sich in Form und Ausrüstung des äußeren Körpers kundthun, sondern auch zugleich die Unterschiede in der Bildung der inneren männlichen und weiblichen Apparate, die mitsammt den Begattungsorganen gewöhnlich unter dem gemeinsamen Namen der Geschlechtswerkzeuge zusammengefaßt werden. Wie die ersteren Unterschiede mit physiologischer Nothwendigkeit aus den bei Weibchen und Männchen so mannigfach abweichenden Aeußerungen des geschlechtlichen Lebens resultiren, so beziehen sich diese letzteren vornehmlich auf die Differenzen in der Beschaffenheit und den Schicksalen der Eier und Samenkörperchen.

Freilich giebt es unter den niederen Thieren eine große Menge von Formen (Polypen, Medusen, Echinodermen, Muschelthiere u. a.), bei denen die beiden Geschlechter, wie in äußerer Bildung, so auch namentlich in dem Bau der Geschlechtsorgane so vollständig mit einander übereinstimmen, daß sie sich nur durch eine mikroskopische Analyse ihrer Zeugungsstoffe mit Sicherheit unterscheiden lassen. Aber das sind immer nur solche Geschöpfe, bei denen das ganze Geschlechtsleben ausschließlich in der Bildung und Entfernung von Eiern und Samenkörperchen aufgeht, bei denen ferner auch die Production einer entsprechenden Menge von beiderlei Gebilden eine (annähernd) gleiche secernirende Oberfläche voraussetzt.

Wir werden uns späterhin davon überzeugen, daß eine gewisse Anzahl von Eiern bei der Befruchtung eine ungleich (viele hundert bis tausend Male) größere Quantität von Samenkörperchen in Anspruch nimmt. Wird dieser Unterschied in den numerischen Verhältnissen nun durch einen entsprechenden Unterschied in der Größe der betreffenden Gebilde compensirt, ist also z. B. das Volumen eines Eies nicht größer, als das Volumen einer entsprechenden Quantität von Samenkörperchen, so wird die Drüsenfläche des Eierstockes und Hodens etwa dieselbe, der Bau dieser Organe übereinstimmend sein. In diesem Falle werden die Geschlechtsdrüsen in weiblichen und männlichen Individuen aller formellen Unterschiede entbehren.

Wo nun aber das Gegentheil stattfindet, wo die secernirende Fläche des Eierstockes und Hodens in ungleichem Verhältnisse wächst, um den physiologischen Bedürfnissen der Befruchtung zu genügen, da müssen diese Or-

Digitized by Google

gane gewiſſe Verſchiedenheiten des Baues zeigen, die ſich gewöhnlich ſchon in einer abweichenden äußeren Geſtaltung derſelben ausſprechen.

Daß ſolche Verhältniſſe in der That für die formellen Unterſchiede der männlichen und weiblichen Organe in den meiſten Fällen maßgebend ſein möchten, wird namentlich dadurch ſehr wahrſcheinlich gemacht, daß ſie vorzugsweiſe gerade in denjenigen Gruppen vorkommen, die durch eine verhältnißmäßig ſehr anſehnliche Größe ihrer Eier ſich auszeichnen. Zu dieſen gehören außer den Inſecten beſonders die Wirbelthiere, deren Eierſtöcke ohne Ausnahme aus einer Menge geſchloſſener Follikel beſtehen, während die Hoden dagegen in der Regel einen röhrenförmigen Bau beſitzen [1]). Dieſelbe folliculöſe Bildung der Eierſtöcke ſehen wir allerdings auch bei den Säugethieren, deren Eier außerordentlich klein ſind; allein das beweiſt wohl nur, daß die ganze Bedeutung dieſer Verſchiedenheiten durch das eine von uns hervorgehobene Verhältniß noch nicht völlig erſchöpft iſt, daß ſich darin außerdem noch mancherlei andere und vielleicht ſehr mannigfaltige Motive geltend machen.

Uebrigens ſind die Größenunterſchiede der Eier und Samenkörperchen, auf die wir hier hingewieſen haben, auch noch in mancher anderen Beziehung für die Bildung der Geſchlechtsorgane von Bedeutung. Zunächſt influiren ſie natürlich auf die Weite der Leitungsapparate, die im Allgemeinen in den weiblichen Individuen viel beträchtlicher iſt als in den männlichen, und namentlich bei den weiblichen Vögeln und Amphibien, der anſehnlichen Größe der Eier entſprechend, ein ganz verſchiedenes Ausſehen des Leitungsapparates bei weiblichen und männlichen Thieren bedingt. Auch auf die Verbindung des Leitungsapparates mit den Geſchlechtsdrüſen ſind ſie von Einfluß. In den männlichen Individuen muß dieſe bei der mikroſkopiſchen Kleinheit der Samenelemente im Allgemeinen weit inniger und ſorgfältiger ſein, als in den weiblichen [2]). Es giebt auch wirklich kein einziges Thier mit Hoden und Samenleiter, bei dem dieſe beiden Gebilde nicht continuirlich unter ſich zuſammenhängen. Bald geht der letztere (bei den Wirbelloſen, auch bei den Knochenfiſchen) unmittelbar in die Drüſenſchläuche des Hodens über, wie der gewöhnliche Ausführungsgang einer Drüſe, bald ſchiebt ſich zwiſchen beide zur Vermittlung dieſes Zuſammenhanges ein beſonderes verbindendes Syſtem von zarten Canälen ein. Die letztere Anordnung findet ſich namentlich bei den höheren Wirbelthieren (auch bei den Plagioſtomen unter den Fiſchen), bei denen dieſe Verbindungscanäle den Namen der Vasa efferentia tragen und mit dem oberen Ende des Samenleiters, in das ſie einmünden, durch Verknäulung nicht ſelten ein beſonderes Gebilde, den ſogenannten Nebenhoden (epididymis), darſtellen.

Bei den weiblichen Individuen findet ſich ein ſolcher continuirlicher Zuſammenhang dagegen nur in denjenigen Fällen, in denen die Eier eine unbedeutende Größe beſitzen, in denen alſo ähnliche Verhältniſſe, wie bei den

---

[1]) Uebrigens giebt es auch unter den Wirbelthieren einige Arten, deren Hodencanäle ſich am Ende kolbenförmig (Batrachier), oder blaſig (Plagioſtomen) erweitern, oder auch ſogar in eine Menge iſolirter und geſchloſſener Follikel, die den Eifollikeln entſprechen, umwandeln. Das Letztere findet ſich aber nur dann (bei dem Aal, den Rundmäulern), wenn ein beſonderer Ausführungsgang fehlt.

[2]) Bei den Lachsarten beſitzen nur die männlichen Individuen einen Leitungsapparat. Bei den Weibchen fallen die Eier (wie bei den Aalen und Rundmäulern) nach ihrer Reife in die Leibeshöhle, um von da durch die ſchon früher erwähnten beſonderen Oeffnungen nach außen abgeſetzt zu werden.

Digitized by Google

Männchen, wiederkehren. So namentlich bei den Wirbellosen, deren Eierstöcke in der Regel nur durch eine fortgesetzte Flächenvergrößerung aus dem Endtheil des Eileiters hervorgebildet sind. Unter den Wirbelthieren beschränkt sich die Verbindung der Eileiter mit den Geschlechtsdrüsen auf die Gruppe der Knochenfische, deren Eier bekanntlich gleichfalls zu den kleineren gehören. Bei dem schon vorhin erwähnten folliculösen Bau der Eierstöcke ist hier aber diese Verbindung nur dadurch möglich geworden, daß das Stroma derselben eine hohle sackförmige Masse darstellt, die sich ganz einfach in die Eileiter fortsetzt. Zahlreiche Duplicaturen, Falten und Verlängerungen, die nach innen in die Eierstockshöhle vorspringen, dienen zur Vergrößerung der folliculösen Fläche [1]), von der sich die reifen Eier späterhin loslösen, um dann durch die Eileiter nach außen fortgeschafft zu werden.

Den übrigen Wirbelthieren fehlt diese Verbindung, selbst dann, wenn die Eierstöcke derselben nicht solide sind, wie gewöhnlich, sondern (bei den nackten Amphibien, Eidechsen und Schlangen) den sackförmigen Bau der Eierstöcke bei den Knochenfischen theilen. Die Oviducte besitzen dann am Ende eine freie, mehr oder weniger erweiterte, trichterförmige Oeffnung (infundibulum), welche die Eier nach ihrer Lösung aufnimmt und den Leitungscanälen zur weiteren Beförderung überliefert. Bei den Knorpelfischen und Amphibien ist diese Oeffnung übrigens ziemlich weit vom Eierstocke entfernt und das Endstück des Eileiters, das sie trägt, in einer Weise befestigt, daß die Aufnahme der Eier nur dann geschehen kann, nachdem dieselben vorher in die Leibeshöhle hineingefallen sind (Rathke, Baer). Allein trotzdem geht dieses mit einer großen Sicherheit vor sich, unstreitig wohl deshalb, weil den abgelösten Eiern durch die Räumlichkeit der Leibeshöhle, Lagerung der Eingeweide u. s. w. bereits ohne Weiteres ein bestimmter Weg vorgezeichnet ist. In den übrigen Fällen ist das Endstück des Eileiters beweglich. Es kann sich dem Ovarium annähern und dasselbe mehr oder weniger vollständig umfassen [2]). Bei den Vögeln kann man sich leicht überzeugen, wie das trichterförmige Ende des Eileiters um das reife, weit vorspringende Ei sich förmlich ansaugt und es schon vor seiner Lösung vollständig in sich aufnimmt. Aehnliches hat man (Haller, Raciborsky) auch bei den Säugethieren und dem Menschen beobachtet. Die immense Kleinheit der Säugethiereier erforderte aber außerdem noch besondere Einrichtungen, um den Uebertritt in die Leitungsapparate zu sichern. Wir werden eine solche später noch in den sogenannten Graaf'schen Follikeln, die eine Art projectilen Apparates darstellen, kennen lernen. Aber auch an dem sogenannten Infundibulum sehen wir gewisse Eigenthümlichkeiten, die gleichfalls mit dem eben hervorgehobenen Umstand in Zusammenhang stehen möchten. Es ist fächerförmig gefaltet und am Rande mit einer Anzahl schmaler und ausgezackter zipfelförmiger Franzen

---

[1]) Bei manchen Knochenfischen beschränkt sich die Anwesenheit der Follikel und natürlich dann auch die Bildung der Eier auf gewisse Stellen des Eierstockes. Vgl. Rathke in den Beiträgen zur Gesch. der Thierwelt. III. S. 117.

[2]) Wie es scheint, geschieht dieses durch eine Art Erection. Wenigstens giebt Haller an, daß man durch vollständige Injection der Blutgefäße eine ähnliche Stellung des Eileiters hervorbringen könnte. — Pank (Entdeckung einer organischen Verbindung zwischen Tuba und Eierstock) will neuerdings bei dem Weibe eine membranöse Verbindung zwischen Tuba und Eierstock entdeckt haben, welche den Uebertritt der Eichen vermittle und sichere; allein es scheint, daß er nur eine pathologische Pseudomembran vor sich gehabt habe.

Digitized by Google

(fimbriae) beſetzt, die eben ſo wohl das Umſchließen des Eierſtocks, als das Ergreifen und Fortleiten der Eier zu erleichtern ſcheinen [1]). Das Flimmerepithelium, das den ganzen Apparat im Inneren auskleidet, mag gleichfalls hierbei nicht ohne Bedeutung ſein. Bei einigen Säugethieren (manchen Nagern und Beutlern) hat der Eierſtock ſogar ſeine gewöhnliche Lage in dem Trichter. Bei noch anderen (namentlich den Raubthieren) ſind die Fimbrien im Umkreis des Eierſtockes mehr oder weniger vollſtändig verwachſen. Sie bilden dann eine Taſche oder eine Kapſel, welche die Keimdrüſe einhüllt und nur durch eine einzige größere oder kleinere Oeffnung mit der Leibeshöhle zuſammenhängt [2]).

Außer der Größe der Zeugungselemente haben wir vorhin auch die Schickſale derſelben als ein phyſiologiſches Motiv für gewiſſe Verſchiedenheiten der weiblichen und männlichen Geſchlechtstheile hervorgehoben. So werden die Eier bei ihrem Durchtritt nach außen gewöhnlich noch mit beſonderen Secretionsproducten umgeben, mit Eiweiß oder äußeren feſten Hüllen, die theils mitſammt dem Dotter zur Ernährung, theils zum Schutze des Embryo beſtimmt ſind. Für dieſe Zwecke iſt der Eileiter der meiſten Thiere noch mit beſonderen drüſigen Apparaten ausgerüſtet, mit Eiweißdrüſen, Kalkdrüſen u. ſ. w., die bald in die Wände deſſelben eingelagert ſind, bald aber auch als Gebilde von anſehnlicher Größe außen anhängen. In den männlichen Individuen fehlen ſolche Apparate. Allerdings finden ſich auch hier nicht ſelten an den Leitungscanälen, ſei es eingelagert in die Wandungen, ſei es als äußere Anhänge, gewiſſe Drüſen (ich erinnere hier nur an die ſogenannte Vorſteherdrüſe mit den — gewöhnlich fälſchlich — ſogenannten Samenbläschen), aber dieſe ſind durch Aufgabe und Bau von jenen verſchieden. Ihr Secret dient bald zur Verdünnung, bald zur Umkapſelung des Samens.

In vielen Thieren verbleiben auch die Eier noch nach ihrem Austritt aus dem Eierſtock eine Zeitlang in dem weiblichen Körper, mitunter ſelbſt bis zur vollſtändigen Entwickelung und Reife des Embryo. In ſolchen Fällen erweitert ſich der Eileiter in ſeiner äußeren (oder unteren) Hälfte zu einem beſonderen, mehr oder minder abweichend gebauten Fruchthälter, einem ſogenannten Uterus, der namentlich bei den Säugethieren durch eine eigenthümliche Bildung ſich auszeichnet. Auch die männlichen Leitungsapparate zeigen mitunter zur Aufbewahrung des reifen Sperma in ihrem Verlaufe gewiſſe cylindriſche oder blaſenartige Erweiterungen [3]), aber dieſe bleiben an

---

[1]) Nicht ohne Bedeutung ſcheint es auch, daß bei dem menſchlichen Weibe die Abdominalöffnung der Tuben ſich in Form einer gewöhnlich mit kleinen Franzen verſehenen Rinne auf der Firſte des Ligamentum tubo-ovariale bis zum Eierſtocke hinerſtreckt.

[2]) Daß es Formen gebe, in denen dieſe Oeffnung gänzlich fehlt, wie man gewöhnlich behauptet, ſcheint ſehr zweifelhaft. In manchen der hierher gerechneten Thiere ſind ſie neuerdings wenigſtens nachgewieſen. (Bergmann und Leuckart, Vergl. Anat. und Phyſiol. S. 560.)

[3]) Bei den Säugethieren hielt man bis vor Kurzem ſehr allgemein die ſogenannten Samenblaſen für Reſervoire der Art. Indeſſen bei den meiſten Arten, und auch bei dem Menſchen, wie wir jetzt wiſſen, mit Unrecht (Vgl. beſ. Lamperhoff, de vesicularum seminalium, quas vocant, natura atque usu. Berol. 1835. Leydig, zur Anat. der männlichen Geſchlechtsorgane in der Zeitſchrift für wiſſenſchaftl. Zool. Bd. II. S. 1 ff.) Gewöhnlich ſind es die unteren zu den ſogenannten Ductus ejaculatorii erweiterten Enden der Samenleiter, die bei den Säugethieren zur Aufbewahrung des Sperma dienen.

Digitized by Google

Größe und Entwickelung doch beständig sehr weit hinter den Fruchthältern der weiblichen Thiere zurück.

Sehr viele weibliche Thiere besitzen endlich auch noch zur Aufnahme des männlichen Gliedes eine besondere Bildung am Ende ihres Leitungsapparates, eine sogenannte Scheide (vagina), die nach innen unmittelbar auf die äußere Geschlechtsöffnung folgt und oftmals noch mit Gebilden der mannigfachsten Art, mit Wollustorganen (clitoris), mit Drüsen, Samentaschen u. s. w., die wir später zum Theil noch besonders kennen lernen werden, versehen ist.

Morphologie und Entwickelung der Geschlechtsorgane.

Die Verschiedenheiten zwischen den männlichen und weiblichen Organen, die wir im vorhergehenden Abschnitt nach ihrem physiologischen Werth und ihrer Beziehung zu den Zeugungselementen beleuchtet haben, erscheinen in vielen Fällen und namentlich bei dem Menschen und den Säugethieren so auffallend, daß sie auf den ersten Blick kaum irgend eine Verwandtschaft in Bau und Bildung der einzelnen Theile erkennen lassen. Allein trotzdem ist man vielleicht niemals der Ansicht gewesen, daß diese Gebilde nun auch aller morphologischen Beziehung zu einander entbehrten. Wir finden im Gegentheil schon bei den Aerzten und Anatomen des Alterthums, bei Hippokrates, Aristoteles, Galenus u. A., die bestimmteste Behauptung, daß weibliche und männliche Theile im Grunde genommen dieselben Organe seien und nur durch eine abweichende Bildung sich unterschieden. Wenn uns auch heute die mancherlei Versuche, diese Ansicht im Speciellen zu begründen (vgl. hierüber die Zusammenstellung von Fr. Meckel in Reil's Arch. Bd. XI. S. 333), im höchsten Grade naiv und abenteuerlich erscheinen, so müssen wir doch immerhin den richtigen Takt bewundern, der sich in dieser Anschauungsweise ausspricht. Was man damals bloß ahnend vermuthen konnte, die Analogie der weiblichen und männlichen Theile, ist gegenwärtig, nachdem wir die Entwickelungsgeschichte der Genitalien (zunächst durch die vortrefflichen Untersuchungen von Rathke und J. Müller) erkannt haben, als eine ausgemachte Thatsache anzusehen.

Die Bildung der Generationsorgane hängt, wie wir jetzt wissen, bei den Säugethieren auf das Engste mit der Metamorphose des Harnapparates zusammen. Zu einer Zeit, in der die späteren Nieren noch fehlen, besitzt der Embryo dieser Thiere rechts und links neben der Wirbelsäule in der hinteren Hälfte der Leibeshöhle ein ansehnliches aus queren Blinddärmchen bestehendes Organ, das der Abscheidung des Harns dient und nach seinem ersten Entdecker gewöhnlich den Namen der Wolff'schen (oder Oken'schen) Körper führt. Die Ausführungsgänge dieser Gebilde, die an dem äußeren Rande nach hinten herablaufen und die Drüsenschläuche aufnehmen, öffnen sich in das untere Ende der Allantois, eines embryonalen Gebildes, das sich späterhin bekanntlich zum großen Theil in die Harnblase (mit der Harnröhre) verwandelt, Anfangs aber noch mit dem Endtheil des Darmes, der sogenannten Cloake (Sinus procto-urogenitalis), zusammenhängt. Die Bildung des Mittelfleisches oder Dammes, die das untere Ende der Allantois mit den Einmündungsstellen der Wolff'schen Canäle allmälig in einen besondern Raum (den Sinus oder Canalis urogenitalis) verwandeltund schließlich durch einen vollständigen Schwund der Cloake die Trennung des Afters von der äußeren

Digitized by Google

Oeffnung der übrigen Beckenorgane (dem sogenannten Orificium urogenitale) zur Folge hat, ist erst das Product einer späteren Metamorphose.

Ungefähr zu derselben Zeit, in der die bleibenden Nieren mit den Harnleitern gebildet werden, entsteht an dem inneren Rande des Wolff'schen Körpers eine kleine längliche Masse, das erste Rudiment der späteren Keimdrüse, und neben dem Wolff'schen Ausführungsgang ein dünner fadenförmiger Canal, den wir gleichfalls nach seinem Entdecker mit dem Namen des Müller'schen Ganges bezeichnen. So lange der Wolff'sche Ausführungsgang an seiner Drüse hinläuft, liegt dieser letztere an der äußeren Seite desselben [1]). Späterhin schlägt er sich über die vordere Fläche nach innen, um zwischen den Wolff'schen Gängen herabzusteigen und dicht hinter denselben in den Canalis urogenitalis einzumünden. An der Kreuzungsstelle dieser beiden Gänge bemerkt man eine Bauchfellfalte, das sogenannte Gubernaculum Hunteri, das nach hinten zum späteren sogenannten Leistenring hinführt.

Kurz nach der ersten Anlage dieser inneren Organe erhebt sich (Tiedemann, Anatomie der kopflosen Mißgeburten, S. 84; Rathke, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte I. S. 45) dicht vor der äußeren Cloaköffnung, die zu dieser Zeit noch persistirt, ein kleines Wärzchen, das ziemlich bald zu einem verhältnißmäßig nicht unansehnlichen cylindrischen Anhang auswächst und an seiner hinteren Fläche eine Längsrinne bekommt. Etwas später entstehen zu den Seiten dieses Körpers ein Paar wulstförmige Falten, die sich neben der Cloaköffnung eine Strecke weit fortsetzen.

Diese Theile nun sind es, aus welchen sich allmälig durch eine Reihenfolge von Metamorphosen die späteren weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane aufbauen. Im Anfang sind dieselben bei allen Individuen ohne Unterschied in Form und Bildung völlig gleich. Es wiederholt sich also auch hier, bei den Säugethieren, auf einer frühen Periode der embryonalen Bildung dieselbe formelle Uebereinstimmung der beiderlei Geschlechtsorgane, die wir für viele niedere Thiere als eine bleibende Eigenthümlichkeit früher kennen gelernt haben.

In den weiblichen Individuen wird die Keimdrüse zum Eierstock, während sich der Müller'sche Gang in den Leitungsapparat verwandelt. Die Keimdrüse bleibt länglich und platt und nimmt allmälig eine Querlage an. Die Müller'schen Gänge verschmelzen in der Mittellinie, zunächst an ihrer Insertionsstelle, und bilden dadurch einen unpaaren sogenannten Canalis genitalis [2]), der sich allmälig erweitert und durch Quergliederung schließlich in Scheide und Fruchthälter abtheilt. Die verschiedenen Formen dieser Organe bei den weiblichen Säugethieren resultiren vornehmlich aus einer verschiedenen Ausdehnung jener medianen Verschmelzung. Bei dem Menschen und den übrigen Arten mit sogenanntem Uterus simplex ist diese am weitesten nach oben bis zur Insertionsstelle des Hunter'schen Bandes (Ligamentum rotundum), das in allen Fällen die Grenze zwischen Fruchthälter und Eileiter bezeichnet, fortgeschritten. Weniger weit bei den Thieren mit Uterus bicornis und

---

[1]) Thiersch in der illustrirten medicin. Zeitung. I. S. 11, dessen Darstellung ich mit Prof. Bischoff nach Untersuchungen am Meerschweinchen vollkommen bestätigen kann. Bei menschlichen Embryonen habe ich dasselbe Verhalten beobachtet.

[2]) Rathke (Beitr. zur Bildungs- und Entwickelungsgesch. Th. I. S. 58) läßt den Canalis urogenitalis durch Ausstülpung aus dem Sinus urogenitalis hervorgehen. Nach Bischoff (Entwickelungsgesch. S. 376), Thiersch (a. a. O. S. 13) und eigenen Untersuchungen (illustr. med. Ztg. I. S. 93) indessen mit Unrecht.

Digitized by Google

duplex. Bei den letzteren ist nur die Scheide das Product einer solchen Verschmelzung. Die Fruchthälter sind hier in einfacher Weise durch eine Erweiterung aus den Müller'schen Canälen hervorgegangen. Es giebt selbst Säugethiere, bei denen überhaupt gar kein unpaarer Canalis genitalis, gar keine Verschmelzung der Müller'schen Gänge, nur eine Erweiterung und Quergliederung derselben an der unteren Hälfte stattfindet: die Beutler mit Duplicität des Uterus und der Scheide.

Die äußeren weiblichen Geschlechtstheile entfernen sich im Laufe der Entwickelung nur wenig von der primitiven Bildung. Der Sinus urogenitalis bleibt nach seiner Abtrennung vom Enddarm kurz und erweitert sich allmälig in einem solchen Grade, daß er eine unmittelbare Fortsetzung der Vagina zu sein scheint (atrium s. vestibulum vaginae). Seine hintere Grenze wird durch die Mündungsstelle der Harnröhre angedeutet und ist im jungfräulichen Zustande bekanntlich beim Menschen und einigen anderen Säugethieren durch eine ringförmige oder halbmondförmige Klappe, das sogenannte Hymen, das übrigens erst in später Zeit sich bildet, noch besonders ausgezeichnet. Die äußere Geschlechtsöffnung (Orificium urogenitale) erweitert sich gleichfalls wie der Scheidenvorhof, indessen nur auf Kosten des cylindrischen anfänglich weit hervorragenden Geschlechtsgliedes, das sich allmälig zu der sogenannten Clitoris verkürzt und schließlich in der Schaamspalte vollkommen versteckt. Die Lippen, welche die primitive Längsrinne des Geschlechtsgliedes begrenzen, ziehen sich dabei in die sogenannten Lefzen (nymphae) aus, während die Seitenwülste des Orificium urogenitale als sogenannte große Schaamlippen persistiren.

Die Entwickelung der männlichen Geschlechtstheile nimmt in vieler Beziehung einen sehr abweichenden Weg, namentlich dadurch, daß sich statt der Müller'schen Gänge hier die Wolff'schen Gänge in die späteren Leitungsapparate verwandeln [1]). Wodurch diese Verschiedenheit bedingt werde, ist schwer zu entscheiden. Aber so viel ist gewiß, daß wir nur durch die Kenntniß derselben eine genügende Einsicht in die morphologische Bedeutung jener Differenzen erlangen können, die, wie wir oben erwähnt haben, in dem Zusammenhang der Keimdrüsen und Leitungscanäle bei weiblichen und männlichen Säugethieren obwalten.

Die Keimdrüse der männlichen Säugethiere verändert bei ihrer Umbildung in den Hoden die längliche Form in eine mehr rundliche, behält aber ihre ursprüngliche Stellung und rückt auch in dieser durch Verkürzung des Gubernaculum Hunteri allmälig immer mehr nach hinten. Das obere Drüsenende der Wolff'schen Körper, an dem die Hoden anliegen, verwandelt sich (sei es nun durch Neubildung in der Masse des Wolff'schen Körpers oder durch Metamorphose der ursprünglichen Drüsenschläuche) in die Vasa efferentia, die mitsammt dem oberen Theile des Wolff'schen Ganges (bis zur Insertion des Gubernaculum Hunteri) durch Längsstreckung und Verknäulung den

---

[1]) Zuerst ist dieses sonderbare Verhältniß von J. Müller (Bildungsgesch. der Genitalien S. 36) beim Vogelembryo beobachtet. Rathke (Entwickelungsgesch. der Natter S. 212) fand es später bei der Natter. Daß dieselbe Bildung auch den Säugethieren zukomme, konnte man bereits (vgl. R. Leuckart, Morphol. und Anat. der Geschlechtsorgane S. 90) vor der directen Bestätigung von Seiten der Entwickelungsgeschichte (Kobelt, Nebeneierstock des Weibes S. 17; H. Meckel, Morphol. der Harn- und Geschlechtswerkzeuge S. 43; Thiersch a. a. O. S. 12) aus den anatomischen Verschiedenheiten der weiblichen und männlichen Leitungsapparate mit Sicherheit erschließen.

Digitized by Google

späteren Nebenhoden bilden. Der übrige Theil des Wolff'schen Ausführungsganges wird Samenleiter, dessen unteres Ende sich gewöhnlich (als sogenannter Ductus ejaculatorius) etwas erweitert. Eine Verwachsung in der Mittellinie, wie bei den Müller'schen Canälen, tritt niemals ein. Die Samenleiter bleiben beständig doppelt und münden je durch eine enge Oeffnung in den Anfangstheil des Canalis urogenitalis, der aber beständig bei den Männchen sehr viel enger bleibt, als bei den weiblichen Individuen, so daß er hier als eine unmittelbare Verlängerung der Harnröhre (urethra membranacea) angesehen werden kann. Später bildet sich an der Mündungsstelle der Samenleiter eine wulstförmige Erhebung (Schnepfenkopf, caput gallinaginis) aus, die nach innen in das Lumen der Harnröhre vorspringt und nach ihrer Lage mit dem weiblichen Hymen übereinstimmt.

Die Hautfalten, die seitlich an der äußeren Urogenitalöffnung hinablaufen, bleiben bei den männlichen Säugethieren nicht getrennt, wie bei den Weibchen, sondern verwachsen in der Mittellinie und bilden dadurch den Hodensack, der späterhin die Keimdrüsen aufnimmt, nachdem diese endlich durch den Leistencanal hindurchgeschlüpft sind. Wo die beiden Hälften des Hodensackes in der Mitte auf einander stoßen, bleibt eine Nath, die sogenannte Rhaphe. Uebrigens beschränkt sich diese mittlere Verwachsung nicht bloß auf den Hodensack, sondern geht von da allmälig auch auf den Penis über. Die Lippen, die jederseits die Längsfurche desselben begrenzen, schließen sich, zunächst im Umkreis der Urogenitalöffnung und von da allmälig bis zur Spitze fortschreitend. Während die Rinne des Penis sich hierdurch in einen geschlossenen Canal (urethra penis) verwandelt, rückt die äußere Geschlechtsöffnung natürlich immer mehr nach vorn, bis auf das Ende des Begattungsgliedes, das durch fortschreitendes Wachsthum inzwischen an Größe beträchtlich zunimmt.

Die sogenannten Samenblasen entstehen erst sehr spät bei den männlichen Thieren, und zwar durch Ausstülpung aus den Samenleitern [1]). In eine eben so späte Zeit fällt die Bildung der Prostata, die dem Ende des Canalis urogenitalis anhängt und hier auch, im Umkreis der Harnröhrenöffnung, bei den Weibern vorkommt (Leuckart, in der illustr. med. Ztg. S. 90), obgleich sie in diesen niemals jene Größe und Selbstständigkeit erreicht (sie bildet hier die sogenannten Folliculi mucosi), die sie bei den männlichen Thieren in der Regel so auffallend auszeichnet. Ebenso gemeinsam, wie die Prostata, ist den beiden Geschlechtern die zweite Anhangsdrüse des Canalis urogenitalis, die sogenannte Cowper'sche oder Bartholin'sche Drüse, deren Entwickelung gleichfalls erst dann vor sich zu gehen scheint, wenn die männlichen und weiblichen Organe in ihrer specifischen Gestalt bereits ausgebildet sind.

Die primitiven Generationsapparate enthalten nun aber außer den Elementen der späteren weiblichen und männlichen Organe noch gewisse andere überzählige Bildungen, die weder bei dem einen noch bei dem anderen Geschlechte eine weitere Verwendung finden. Zu diesen gehört bei den weiblichen Individuen der Wolff'sche Körper mit Ausführungsgang, der, wie wir gesehen haben, bei den Männchen zum Nebenhoden und Samenleiter wird; bei den männlichen Individuen dagegen der Müller'sche Gang, aus dem sich bei den Weibchen der gesammte Leitungsapparat mit seinen einzelnen Ab-

[1]) Mit dem Fruchthälter haben die Samenblasen also nicht die geringste morphologische Verwandtschaft, obgleich man früher diese Gebilde sehr allgemein mit einander paralleliſirte.

Digitized by Google

ſchnitten hervorbildet. Dieſe überzähligen Theile unterliegen nun dem Proceſſe der Rückbildung und gehen allmälig bis auf einzelne mehr oder minder große und conſtante Rudimente verloren.

Als Ueberreſte des Wolff'ſchen Apparates finden wir in den ausgebildeten weiblichen Säugethieren hier und da, z. B. bei Menſchen, Schwein, Kaninchen, Ziege, die ſogenannten Roſenmüller'ſchen Organe (den Nebeneierſtock, paroarion) und, bei den Wiederkäuern, die ſogenannten Gärtner'ſchen Canäle. Die erſteren (vergl. Roſenmüller, Quaedam de ovariis embryonum. Lips. 1812; Kobelt, a. a. O. S. 13) entſprechen den Wolff'ſchen Körpern — den Wolff'ſchen Drüſenſchläuchen mit Sammelgang —, die anderen (vergl. Gärtner, Kongl. Dansk. Vetersk. Selsk. Skrft. 1822; Rathke, Meckel's Arch. 1822, und die ſchon mehrfach erwähnten Schriften von Kobelt, Meckel, Thierſch, Leuckart) den Wolff'ſchen Ausführungsgängen. Die erſteren ſind alſo im weiblichen Körper die morphologiſchen Analoga des Nebenhodens, die anderen die des Samenleiters.

In den männlichen Säugethieren perſiſtirt gleichfalls, und zwar ſehr gewöhnlich (R. Leuckart, Art. Vesicula prostatica in Todd's Cyclop. of Anatomy and Physiolog. Vol. IV. p. 1415), das untere Ende der Müller'ſchen Gänge, die hierebenſo, wie bei den weiblichen Individuen, in der Mittellinie zu einem unpaaren Körper verſchmolzen ſind und das ſogenannte Weber'ſche Organ darſtellen. E. H. Weber, welcher zuerſt (Abhandl. der fürſtl. Jablonowsky'ſchen Geſellſchaft, S. 379, Zuſätze zur Lehre von dem Bau und den Verrichtungen der Geſchlechtsorgane) den morphologiſchen Werth dieſes Gebildes, das zwiſchen den Samenleitern in den Canalis urogenitalis einmündet und beim Menſchen früher mit dem Namen des Sinus pocularis oder der Vesicula prostatica, bei dem Pferd und dem Kaninchen als unpaare Samenblaſe bezeichnet wurde, in gebührender Weiſe hervorhob, deutete daſſelbe als Uterus masculinus. Indeſſen wird es durch die Entwickelungsgeſchichte hinlänglich bewieſen, daß es den geſammten Canalis genitalis darſtellt, alſo namentlich die weibliche Scheide mit dem Uteruskörper repräſentirt [1]). Auch das oberſte Ende der Müller'ſchen Gänge bleibt mitunter, namentlich bei dem Menſchen, in Form einer kleinen, neben dem Canalis epididymidis gelegenen, geſtielten Blaſe, die ſchon ſeit lange unter dem Namen der Morgagni'ſchen Hydatide bekannt iſt (Kobelt, a. a. O. S. 11).

Von allen dieſen embryonalen Ueberreſten iſt das Weber'ſche Organ unſtreitig das wichtigſte, nicht bloß, weil es überhaupt am häufigſten vorkommt, ſondern auch deshalb, weil es in manchen Fällen ſogar eine phyſiologiſche Aufgabe übernimmt. So dient es bei dem Haſen als Reſervoir für das Sperma, bei dem Pferd, dem Biber u. a. als acceſſoriſches Secretionsorgan, gleich der Proſtata u. ſ. w. Dazu kommt, daß es den mannigfachſten Mißbildungen unterworfen iſt. Beſonders häufig gewinnt es durch exceſſive Größe und Entwickelung die Form der ausgebildeten Scheide, oder der Scheide + Uterus, wie in den weiblichen Individuen. (Vgl. R. Leuckart, das Weber'ſche Organ und ſeine Metamorphoſen in der illuſtr. med. Ztg. a. a. O. S. 69.) Da mit dieſer Mißbildung des Weber'ſchen Körpers ſehr gewöhnlich auch noch eine unvollſtändige Ausbildung der äußeren Genitalien

---

[1]) H. Meckel (a. a. O. S. 47) hält das Weber'ſche Organ ausſchließlich für das Aequivalent der Scheide — wie auch früher (vor Weber) bereits Steglehner, de hermaphroditorum natura p. 63 —, allein für die meiſten Fälle iſt das nicht ganz richtig. Vgl. R. Leuckart, in der illuſtr. med. Ztg. a. a. O. S. 86.

Digitized by Google

sich verbindet, so kommt man leicht in Versuchung, solche Fälle für Beispiele eines wirklichen Hermaphroditismus zu halten. Und in der That lassen sich auch fast alle sogenannten Zwittermißbildungen bei den Säugethieren — nur einzelne sehr wenige Fälle von Hermaphroditismus lateralis sind ausgenommen — auf männliche Individuen mit excessiver Entwickelung des Weber'schen Organes und gleichzeitiger Deformität der äußeren Genitalien zurückführen.

Stellen wir zur leichteren Uebersicht die morphologisch entsprechenden weiblichen und männlichen Organe der Säugethiere neben einander, so erhalten wir das nachfolgende Schema:

Weibliche Organe.	Männliche Organe.
Ovarium	Testis.
Corpusculum conicum Rosenmülleri (Paroarion)	Epididymis.
Canalis Gartneri	Vas deferens.
(Vacat)	Vesicula seminalis.
Tuba Fallopii	(Hydatis Morgagniana, zum Theil, sonst vacat.)
Cornua uteri	(Vacant)
Corpus uteri / Vagina	Corpus utriculare Weberi.
Hymen	Caput gallinaginis.
Vestibulum vaginae	Pars membranacea urethrae.
Glandulae mucosae vestibuli	Prostata.
Glandulae Cowperi	Gl. Cowperi.
Ligamentum rotundum	Ligamentum Hunteri.
Clitoris	Penis.
Nymphae	Urethra penis.
Labia majora	Scrotum.

(Die embryonalen Reste von bloß morphologischer Bedeutung sind durch gesperrte Schrift ausgezeichnet.)

Was wir im Voranstehenden zunächst für die Säugethiere nachgewiesen haben, gilt auch für die übrigen höheren Wirbelthiere, die Vögel und beschuppten Amphibien. Auch bei diesen entsteht der Samenleiter mit den Vasa efferentia aus dem Wolff'schen Apparate, während sich der Eileiter aus dem Müller'schen Gange hervorbildet, aus einem Elemente, das mitsammt dem Wolff'schen Apparate im Anfang natürlich bei allen Individuen ohne Unterschied des späteren Geschlechtes gleichmäßig vorkam. Die weiblichen Leitungsapparate dieser Thiere bleiben übrigens beständig, gleich den männlichen Keimgängen, getrennt, obgleich sich ihr unteres Ende nicht selten zu einem uterusartigen Fruchthälter erweitert. Mit dem Canalis genitalis fehlt auch zugleich die Scheide. Ihre Stelle wird von dem Sinus procto-urogenitalis vertreten, von der Cloake, die hier eine bleibende Bildung, keine vorübergehende ist, wie bei den Säugethieren, und in derselben Weise bei beiden Geschlechtern vorkommt. An der Vorderwand derselben ist das Begattungsglied angeheftet, wenn es überhaupt vorhanden ist, Penis und Clitoris, die beide in Form und Bildung, namentlich auch in der Persistenz der primitiven Längsrinne, unter sich übereinstimmen und nur durch eine verschiedene Größe sich unterscheiden. Die Clitoris beendigt ihr Wachsthum schon in früher

Digitized by Google

Zeit oder unterliegt selbst, bei den Schlangen und Eidechsen, dem Proceß einer völligen Rückbildung. Auffallender Weise ist übrigens das Begattungsglied dieser letzteren Thiere von Anfang an doppelt und bei dem Männchen später in eine besondere, an der Wurzel des Schwanzes hinter der Cloake gelegene Tasche eingestülpt. Uebrigens besitzt auch das Begattungsglied der Enten, Gänse und dreizehigen Strauße (J. Müller, Abhandl. der Akad. der Wissensch. zu Berlin 1836), ja sogar der Penis der Meerschweinchen (Leuckart, zur Morphologie S. 115), wie der verwandten Arten Dasyprocta und Coelogenys (Rymer Jones, Todd's Cyclop. Vol. IV. Art. Rodentia) einen vorderen blindgeendigten Anhang mit einer Längsrinne, der in der Ruhe nach innen eingestülpt ist.

Eine eigenthümliche Modification dieser Bildungsweise finden wir bei den nackten Amphibien oder Batrachiern, deren Generationsorgane erst neuerlich, durch die trefflichen Untersuchungen von Wittich (Zeitschrift für wissensch. Zool. IV. S. 125 ff.), der morphologischen Analyse zugänglich geworden sind. Was diese Thiere zunächst auszeichnet, ist der Umstand, daß die Wolff'sche Niere derselben mit ihrem Ausführungsgang zeitlebens in beiden Geschlechtern als Harnwerkzeug persistirt [1]). Die Vasa efferentia der männlichen Individuen durchsetzen die Niere, um neben den Nierengängen in den Wolff'schen Gang zu münden; die Niere der männlichen Individuen ist also zugleich Nebenhoden, der Ureter zugleich Samengang, wie schon Prevost und Dumas (Ann. des scienc. natur. 1824. T. I. p. 279), ja selbst schon Swammerdam (Bibel der Natur) ganz richtig erkannt hatten. Aber nur bei den geschwänzten Arten fungirt der Wolff'sche Canal in seinem ganzen Verlauf als Ureter und Vas deferens. Bei den ungeschwänzten Batrachiern, bei denen sich die Nierengänge und Samengänge ausschließlich in das hintere Ende desselben inseriren, verwandelt sich der übrige Theil allmälig in eine lange canalförmige Samenblase. Aehnlich ist es bei den weiblichen Individuen, bei denen dieser Theil nach und nach in den langen und darmartig gewundenen Eileiter auswächst, so daß man in solchen Fällen während der früheren Stadien des Lebens das spätere Geschlecht mit Sicherheit kaum bestimmen kann. Der Müller'sche Gang, aus dessen Metamorphose sonst der Eileiter hervorgeht, wird bei den Batrachiern niemals gebildet. Dazu kommt, daß die erste Anlage der Geschlechtsdrüse, nachdem sie das ursprüngliche Stadium der morphologischen und histologischen Indifferenz überschritten hat, sonderbarer Weise zunächst die Bedingungen des weiblichen sowohl, wie des männlichen Keimorganes in sich entwickelt. Namentlich gilt dieses für die späteren männlichen Individuen, bei denen sich in der peripherischen Schicht der Keimdrüsen eine entschieden weibliche Tendenz zeigt, die sich in der Regel freilich (Rana, Triton) nur ganz vorübergehend durch eine lebhafte Entwickelung von großen zellenartigen Elementen geltend macht, in anderen Fällen (Bombinator) aber schon deutlicher hervortritt und bei manchen Kröten sogar zur Bildung eines rudimentären Ovariums mit förmlichen Eikeimen hinführt, das gewöhnlich freilich bis zur vollkommenen Geschlechtsausbildung wieder verschwindet, in einzelnen Arten (Bufo cinereus) aber auch als ein

[1]) Streng genommen gilt dieses bloß von der hinteren größeren Hälfte des Wolff'schen Körpers, da der vordere isolirte Theil derselben, die sogenannte Müller'sche Drüse (die man früherhin ausschließlich als Wolff'schen Körper deutete oder auch als Analogon der bleibenden Niere bei den höheren Wirbelthieren ansah) im späteren Alter allmälig vollkommen verkümmert.

Digitized by Google

ziemlich ansehnliches Organ zeitlebens vorhanden bleibt. Interessanter Weise sind es auch gerade diese letzteren Formen, bei denen die ausführenden männlichen Organe durch die Größe und Entwickelung der Samenblase eine sehr entschiedene Aehnlichkeit mit der weiblichen Bildung verrathen.

In der Classe der Fische treten uns nach der Bildung der Geschlechtsorgane gleichfalls zweierlei Typen entgegen. Auf der einen Seite stehen die Plagiostomen, die sich nach meinen Untersuchungen (zur Morphologie u. s. w. S. 88) im Wesentlichen an die Vögel und beschuppten Amphibien anschließen, auf der anderen Seite dagegen die Knochenfische, deren männliche und weibliche Leitungsapparate morphologisch einander vollkommen entsprechen. Wie es scheint, gehen beide hier aus einer Metamorphose der Müller'schen Gänge hervor. Wolff'sche Drüsen fehlen nach allem Anschein beständig. Allerdings werden die bleibenden Nieren der Knochenfische nicht selten (von Rathke, Baer u. A.) für Wolff'sche Organe ausgegeben, indessen möchte diese Deutung doch wohl noch der ferneren Bestätigung bedürfen, zumal jener eigenthümliche Zusammenhang mit den männlichen Keimdrüsen, der doch sonst die Wolff'schen Körper ganz allgemein so auffallend auszeichnet, bei den Fischen fehlt. Bei den Salmonen, bei denen nur die männlichen Individuen mit ausgebildeten Leitungsorganen versehen sind, obliteriren die Müller'schen Gänge in dem weiblichen Geschlechte allmälig zu einem soliden Bande (Vogt und Pappenheim in Froriep's N. Not. 1847. Nr. 68) während sie dagegen bei den Cyclostomen (wahrscheinlich auch dem Aale), die in beiderlei Individuen der Keimleiter entbehren, überhaupt niemals gebildet werden.

Was die Wirbellosen anbetrifft, so sind die Geschlechtsorgane derselben ganz allgemein, so weit unsere jetzigen, allerdings noch sehr beschränkten Erfahrungen (für den Flußkrebs durch Rathke, für die Schmetterlinge durch Herold) reichen, bei weiblichen und männlichen Individuen nicht bloß in ihrer ersten Anlage vollkommen übereinstimmend gebaut, sondern auch späterhin aus denselben Elementen zusammengesetzt, wie die Geschlechtsorgane der Knochenfische und Batrachier. Die Verschiedenheiten derselben reduciren sich auf Vorgänge von einem untergeordneten morphologischen Werthe, auf Form- und Lagenveränderungen, auf Verschmelzungen und Verkümmerungen, auch wohl auf theilweise Obliterationen, auf die Bildung der accessorischen Drüsen und übrigen Anhänge u. s. w., auf Vorgänge, die, je nach den späteren Bedürfnissen, in besonderer Weise bei weiblichen und männlichen Individuen in Anwendung gezogen werden. Bald sind es die weiblichen Organe, die an die primitive Form am meisten sich anschließen, bald auch die männlichen; bald gilt dieses nur von einzelnen wenigen Theilen des Geschlechtsapparates, bald von der größeren Menge u. s. w.

Im Wesentlichen wiederholen sich hier also ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie vorher, bei den Wirbelthieren, specieller kennen gelernt haben. Männliche und weibliche Theile erscheinen überall als Modificationen derselben Urform. Streng genommen sind wir nicht einmal berechtigt, von eigentlichen männlichen und weiblichen Theilen zu sprechen. Was wir so nennen, ist eine Gruppe von Organen, die vorübergehend oder zeitlebens allen geschlechtlich entwickelten Individuen ohne Unterschied zukommen und nur nach Grad und Art der Ausbildung in beiderlei Geschlechtern sich unterscheiden. Somit gilt es denn auch für die Geschlechtsorgane im engeren Sinne des Wortes, was wir bei einer früheren Gelegenheit für die übrigen Attribute der männlichen und weiblichen Individuen

Digitized by Google

gefunden haben: daß die anatomischen Eigenthümlichkeiten der Geschlechter weniger in dem ausschließlichen Besitze gewisser Organe, als vielmehr in einer differenten Bildung derselben begründet sind.

Unter den Thieren mit doppeltem Geschlechte finden sich übrigens abnormer Weise mitunter einzelne Individuen, die eine hermaphroditische Vereinigung der weiblichen und männlichen Organe zeigen. Solche Fälle kennt man namentlich unter den Insecten bei den Schmetterlingen, man kennt sie aber auch bei den übrigen Thieren und selbst bei Wirbelthieren, obgleich hier die wissenschaftliche Kritik die meisten der unter dem Namen der Zwitter oder Hermaphroditen beschriebenen Mißbildungen nicht als solche gelten lassen kann (R. Leuckart, illustr. med. Zeitg. [1]) a. a. O.).

In allen wahren Zwittermißbildungen dieser Thiere ist die eine, rechte oder linke, Hälfte des Geschlechtsapparates weiblich, die andere männlich (zu einem sogenannten Hermaphroditismus lateralis s. simplex) gebildet. Die beiden sonst symmetrischen Seitentheile des primitiven Apparates haben sich hier in verschiedener Weise geschlechtlich entwickelt.

Denselben seitlichen Hermaphroditismus finden wir auch bei einer Anzahl normaler Zwitterthiere. Am augenfälligsten ist er vielleicht bei den Rippenquallen (Will, horae Tergestinae, p. 39), deren Geschlechtsorgane sich sonst durch mehrfache Anzahl und radiäre Gruppirung an die gewöhnliche Bildung der Strahlthiere anschließen und als Längscanäle erscheinen, die rechts und links neben den sogenannten Rippen vom vorderen Pole des Körpers nach dem hinteren herablaufen. In einfacher Weise ist der Hermaphroditismus dieser Thiere nun dadurch entstanden, daß diese Organe sich an der einen Seite der Rippen zu männlichen Keimdrüsen, an der anderen zu weiblichen entwickelt haben.

Ebenso ist es bei den hermaphroditischen Gasteropoden, deren Zwitterapparat sich insofern noch mehr an jene abnormen Bildungen anschließt, als derselbe hier gleichfalls nur aus einem einfachen Systeme von seitlich symmetrischen Theilen sich zusammensetzt (vergl. Leuckart, zur Morpholog. der

---

[1]) Seit dem Drucke dieser Abhandlung habe ich Gelegenheit gehabt, einen neuen Fall von sogenanntem Hermaphroditismus zu beobachten, der in mehrfacher Beziehung sehr lehrreich ist. Es fand sich, wie gewöhnlich, eine vollständige Vagina mit Uterus neben Samengängen. Auf der rechten Seite dazu ein unverkennbarer Hoden mit Nebenhoden, auf der anderen Seite dagegen eine Keimdrüse, die durch Form und Kleinheit dem Ovarium glich und um so eher dafür genommen werden konnte, als hier statt eines Nebenhodens nur ein rudimentäres Paroarion und eine vollständige Tuba mit Fimbrien vorhanden war. Wirklich schien diese Deutung gerechtfertigt, da man sogar unter dem Ueberzug der Keimdrüse zwei etwa 2" große wasserhelle Graaf'sche Follikel durchschimmern sah. Freilich zeigte der Hoden der rechten Seite ein ähnliches helles Bläschen, aber dieses war schon seiner Größe nach eine Hydatide. Bei der mikroskopischen Untersuchung fand sich nun aber, daß auch die scheinbaren Graaf'schen Follikel ohne Ei waren — ja noch mehr, es fanden sich sogar im Parenchym der Keimdrüse (durch dicke Zellgewebsschichten von einander geschieden) unverkennbare Samencanäle. Auffallend aber war es, daß diese Canäle nicht bloß weit dünner waren, als die Samencanäle der anderen Geschlechtsdrüse, nicht bloß nach kurzem Verlaufe an beiden Enden blind geschlossen erschienen, sondern auch oftmals eine Anzahl gestielter kolbenförmiger Anhänge trugen und dadurch hie und da ein traubenartiges Aussehen darboten. Einige dieser Anhänge schienen sich völlig abgelöst zu haben: sie waren geschlossene Bälge mit einem Epithelium im Inneren, wie unentwickelte Graaf'sche Follikel, aber beständig ohne Eier.

Digitized by Google

Geschlechtsorgane S. 126). Die eine Hälfte dieses Apparates ist männlich, die andere weiblich. Eigenthümlich ist es jedoch, daß hier nicht etwa bloß die Ausführungsgänge von beiderlei Organen an ihrem äußersten Ende zusammenhängen und durch eine gemeinsame Oeffnung an der Körperfläche ausmünden, sondern ganz constant auch die beiden Keimdrüsen zu einem gemeinsamen Organe, der sogenannten Zwitterdrüse [1]), verschmolzen sind. So kommt es, daß eigentlich nur der mittlere Theil des Geschlechtsapparates wirklich doppelt ist. Und auch dieses gilt nicht ein Mal für alle Arten in demselben Grade. Es giebt Formen, in denen an die einfache Zwitterdrüse ein eben so einfacher Zwitterdrüsengang sich anschließt, der höchstens durch eine unvollständige Längsscheidewand in einen männlichen und weiblichen Halbcanal getrennt ist.

Die Entstehung des Zwitterapparates aus einer ungleichen Entwickelung der beiden Seitenhälften hat nun aber beständig in höherem oder niederem Grade eine Asymmetrie des Körpers (ungleiche Vertheilung des Gewichtes) zur Folge, die nicht für eine jede Organisation und Lebensform in derselben Weise passen möchte. Daraus wird es sich erklären, daß die bisher betrachtete Zwitterbildung keineswegs in allen Thieren mit hermaphroditischer Vereinigung der Geschlechtsorgane vorkommt. Es existirt außer ihr noch ein zweiter Typus der normalen Zwitterbildung, der sich dadurch charakterisirt, daß sich die primitiven Theile des symmetrischen Geschlechtsapparates hinter einander wiederholen und in dem vorderen und hinteren Abschnitte verschieden, zu weiblichen und männlichen Theilen, entwickeln. Einen solchen Bau der Zwitterorgane (Hermaphroditismus transversalis s. duplex) finden wir namentlich bei den hermaphroditischen Gliederthieren, den Cirripedien, Blutegeln, Plattwürmern u. s. w., überhaupt bei allen denjenigen Zwittern, deren weibliche und männliche Organe in symmetrischer Bildung hinter einander gelegen sind [2]).

Die Zeit, in der die Bildung und Entwickelung der Geschlechtsorgane vor sich geht, ist in den einzelnen Thiergruppen außerordentlich verschieden. Bei den Säugethieren fällt sie in die erste Hälfte des Fötallebens (bei den menschlichen Embryonen zeigt sich die erste Anlage derselben in der sechsten Woche, die erste Spur der geschlechtlichen Differenzirung im vierten Monat), bei den Vögeln und beschuppten Amphibien etwas später. Die übrigen Thiere bleiben fast ohne Ausnahme (eine solche bilden namentlich die Salpen, die bereits bei ihrer Geburt einen vollständig entwickelten weiblichen Apparat mit einem keimfähigen Ei besitzen) viel länger geschlechtslos. Ihre Generationsorgane bilden sich erst nach der Geburt, früher oder später während des freien Lebens,

---

[1]) In früherer Zeit hielt man diese Zwitterdrüse, wie bekannt, gewöhnlich nur für den Hoden. Als Eierstock deutete man dann ein drüsiges Anhangsgebilde des weiblichen Leitungsapparates, die sogenannte Mutter- oder Eiweißdrüse. Vgl. namentlich R. Wagner in den Abhandlungen der Münchener Akademie. Bd. II. 1837 S. 561 und H. Meckel in Müller's Archiv. 1844. S. 484.

[2]) Die genetischen Vorgänge, auf die uns die morphologische Analyse der Zwitterorgane hinführt, sind im Wesentlichen dieselben, die zur Production verschiedener Organe aus homologen Theilen auch sonst unendlich oft bei Thieren (und Pflanzen) in Anwendung gezogen sind. Für die letztere Bildungsweise gilt dieses noch mehr, als für die erstere. Wir können deshalb auch Steenstrup unmöglich Recht geben, wenn er (a. a. O. S. 13) behauptet, daß die Lehre vom Hermaphroditismus mit den Fundamentalsätzen der Morphologie unvereinbar sei.

Digitized by Google

nachdem die übrigen Organe schon längst entwickelt und in Wirksamkeit getreten sind. Bei den jungen Räupchen vergehen mehrere Wochen, bevor die ersten Andeutungen des Geschlechtsapparates sich zeigen und Monate, bevor dieselben in der letzten Zeit des Larvenlebens oder erst während des Puppenschlafes ihre volle Entwickelung erreichen. Unter den langsam wachsenden Arten scheint es sogar manche Formen zu geben, die Jahrelang ohne Spur der Geschlechtsorgane leben.

c) Ueber die Ursachen, welche das Geschlecht bestimmen.

Wir haben gelegentlich schon mehrfach darauf hindeuten müssen, daß die weiblichen Organe sich in der Regel, und namentlich bei den höheren Thieren, weit mehr an die primitive Bildung anschließen, als die männlichen. Es ist das ein Verhältniß, das schon seit den ersten Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der Genitalien bekannt ist, das eine Zeitlang sogar zu der Annahme zu berechtigen schien, als seien alle Individuen im Anfang weiblichen Geschlechtes (Rosenmüller, Fr. Meckel, Tiedemann, Blainville u. A.) und die späteren männlichen Organe erst allmälig durch eine weitere und höhere Entwickelung aus den weiblichen hervorgegangen. Mit demselben Rechte hätte man freilich auch behaupten können, daß das gemeinschaftliche Geschlecht der Embryonen im Anfang das männliche sei und daß die weiblichen Theile durch Bildungshemmung aus den männlichen entständen. Wir gestehen es aber offen, daß wir diese Ansichten keineswegs billigen können, daß wir weder die weiblichen Individuen für verkümmerte Männchen, noch die männlichen Individuen für weiter entwickelte Weibchen ansehen. Wir wollen nicht wiederholen, was wir schon oben bei Gelegenheit der äußeren Geschlechtsunterschiede hierüber bemerkt haben. Aber das müssen wir nochmals hervorheben, daß die Bildungsgeschichte der Genitalien uns hinreichend zeigt, wie die genetischen Vorgänge der Bildungshemmung und Fortbildung bei der Entwickelung der beiderlei Geschlechtsorgane überall, wenn auch vielleicht in einem verschiedenen Grade, neben- und miteinander auftreten. Die weiblichen Theile entstehen eben so wenig durch ein ausschließliches Festhalten der primitiven Form, wie die männlichen durch eine ausschließliche Weiterbildung derselben.

Auf der anderen Seite können wir indessen auch nicht die Annahme (von Carus, Rathke, Burdach, Steenstrup u. A.) theilen, daß trotz aller formellen Uebereinstimmung der Genitalien schon vom Anfange an der Embryo das spätere Geschlecht besitze, daß das Geschlecht »etwas Ursprüngliches und dem Thiere Innewohnendes sei, welches von dem ersten Augenblicke des Thieres mit diesem entstehe und in dasselbe hineinwachse« (Steenstrup, über das Vorkommen des Hermaphroditismus S. 11). Es ist das eine Behauptung, die auf das Innigste mit der naturphilosophischen Lehre von dem Gegensatze der Geschlechter zusammenhängt, die wir oben (S. 743) bekämpft haben, mit einer Lehre, nach welcher der Generationsapparat keineswegs der primäre Sitz des Geschlechtes sei, sondern nur die Stelle, an der sich der Geschlechtscharakter, der den ganzen Körper bis in die kleinsten Theile hinein durchdringe und beherrsche, am deutlichsten sich reflectirend ausspreche.

Wir mögen immerhin zugeben, daß der Keim bereits von Anfang an gewisse Bedingungen für die Entwickelung des späteren weiblichen oder männlichen Geschlechtes enthalte, allein damit ist natürlich noch keineswegs

Digitized by Google

gesagt, daß er bereits von Anfang an nur weiblich oder männlich sei, ja nicht einmal, daß jene Bedingungen alle die einzelnen Momente umfassen, die den Embryo zu einem bestimmten Geschlechte determiniren.

Bei unbefangener Erwägung der Verhältnisse bleibt für uns keine andere Annahme, als daß (wie Ackermann, G. St. Hilaire, Serres, Home, J. Müller, Kobelt u. A. schon früher ausgesprochen haben) der Embryo im Anfang ein Stadium der geschlechtlichen Indifferenz durchlebe, in dem er mit den Elementen beider Geschlechter auch die Möglichkeit der Geschlechtsentwickelung nach dieser oder jener Richtung hin besitze.

Ueber die Ursachen, die das Geschlecht bestimmen, wissen wir bis jetzt freilich kaum irgend etwas Sicheres. In früherer Zeit glaubte man (und diese Ansicht finden wir schon bei Hippokrates und Galen), daß die Abstammung des Embryo aus der einen und anderen Keimdrüse bedingend auf das Geschlecht desselben influire, daß der linke Eierstock oder Hoden die Keime der weiblichen Nachkommen, der rechte dagegen die Keime der männlichen enthalte. Man glaubte sich sogar schon im Besitze der Mittel, nach Willkür das Geschlecht der Embryonen zu bestimmen. Allein mit Recht sind diese Behauptungen gegenwärtig wohl ganz allgemein als unbegründet verworfen. Es giebt zahlreiche Beispiele, wo Frauen und Männer mit nur einer Keimdrüse Kinder verschiedenen Geschlechtes erzeugt haben. (Vgl. die Zusammenstellungen bei Haller, Elem. physiol. T. VIII. p. 97 und bei Burdach a. a. O. Th. I. S. 586. Dasselbe Resultat erhielt Bischoff, wie er mir mitgetheilt hat, in einer Reihe von Versuchen, die er zur Erledigung dieser Frage durch Exstirpation der einen Keimdrüse bei Meerschweinchen und anderen Säugethieren anstellte.)

Ist der Embryo eines Thieres nun aber wirklich, wie wir behaupten, in der ersten Zeit seines Lebens ohne bestimmtes Geschlecht, so können es nur äußere Verhältnisse sein, die denselben durch ihren Einfluß auf die Generationsorgane später zu einem männlichen oder weiblichen Individuum gestalten. Die geschlechtliche Entwickelung der Keime muß in diesem Falle unter denselben Umständen auch beständig zu demselben Resultate hinführen. Es ergiebt sich hieraus eine Möglichkeit, die Wahrheit unserer Behauptung auf experimentellem Wege zu prüfen, obgleich es immerhin mit den größten Schwierigkeiten verbunden sein mag, die Gesammtheit der äußeren Verhältnisse dergestalt zu beherrschen, daß dieselben auf eine gewisse Menge von Keimen in völlig übereinstimmender Weise einwirken.

In der That existiren nun auch eine Anzahl von Versuchen, die wohl geeignet sein möchten, unsere Behauptung zu stützen. Allerdings beziehen sich dieselben zunächst nur auf die zweigeschlechtlichen Pflanzen, bei denen die Schwierigkeiten derartiger Experimente ungleich geringer sind, als bei den Thieren, allein wir sehen keinen Grund, der uns verhindern könnte, die Resultate derselben auch für die letzteren und selbst für die höchsten Thierformen zu verwerthen. Die ersten Andeutungen über den Einfluß der äußeren Verhältnisse auf die Geschlechtsentwickelung der Pflanzen finden wir bei Knight, der die Beobachtung machte, daß Melonen und Gurken bei hoher Temperatur nur männliche, im anderen Falle dagegen nur weibliche Blüthen trugen. Die interessanten Versuche von Mauz (Flora oder Regensb. bot. Ztg. Bd. II. Beilage Nr. 4 und Correspondenzbl. des würtemb. landwirthschaftl. Vereines Bd. I.) haben dieses späterhin zur Gewißheit erhoben. Obgleich die Samen diöcischer Gewächse in ihrer Bildung gewisse Verschiedenheiten besitzen,

Digitized by Google

vermöge deren sie sich leichter zu männlichen oder weiblichen Pflanzen entwickeln, so ist dieses doch in einem so hohen Grade von den äußeren Umständen abhängig, daß sich sogar noch bei den blühenden Pflanzen eine Umwandlung der Geschlechter hervorufen läßt. Durch Wärme, Licht und Trockenheit wird die Entwickelung des männlichen Geschlechtes, durch Schatten, Feuchtigkeit und Düngung dagegen die des weiblichen befördert.

Obgleich nun diese Versuche, wie gesagt, sich bis jetzt nur auf die Pflanzenwelt beschränken, so giebt es doch auch für die Thiere eine Anzahl von Thatsachen, die auf dieselbe Abhängigkeit der Geschlechtsentwickelung hindeuten. So wissen wir von manchen schwerfälligen Insectenlarven, namentlich von gewissen Raupen aus dem Genus Psyche (vgl. Zinken-Sommer, Germar's Magaz. Th. I. S. 31), auch von einigen Coccuslarven (nach v. Heyden's mir mündlich mitgetheilten Beobachtungen), daß sich dieselben an bestimmten Futterplätzen ausschließlich zu weiblichen, an anderen ausschließlich zu männlichen Thieren ausbilden. Die Bienenkönigin vertheilt ihre Eier gleichmäßig über die Zellen ihres Stockes, und doch entwickeln sich in gewissen Zellen nur weibliche (Arbeiter), in anderen nur männliche Individuen (Drohnen). Ebenso ist es bekannt, daß die einzelnen zu sogenannten Thierstöcken unter sich verbundenen Individuen der Polypen u. a. (mit nur wenigen Ausnahmen) desselben Geschlechtes sind. Ein Gleiches gilt für die Doppelmißgeburten (Meckel, de duplicit. monst. p. 21) und diejenigen Zwillinge, die von denselben Eihäuten umschlossen sind (Kürschner, de gemellis eorumque partu dissert. p. 18), die also auf demselben Dotter entstehen und gemeinschaftlich ernährt werden.

In allen diesen Fällen haben wir es mit Geschöpfen zu thun, deren Bildung und Entwickelung unter gleichen äußeren Verhältnissen vor sich geht, wie wir es nach unserer Ansicht für solche Individuen als nothwendig bezeichnet haben, deren Geschlechtsorgane sich nach derselben Richtung entwickeln sollen. Ein großes Gewicht glauben wir hierbei namentlich auf die Nutritionsvorgänge legen zu dürfen, auf die ja bekanntlich die ganze Menge der äußeren Lebensverhältnisse fast ohne Ausnahme zurückwirkt. Die Beobachtungen von Mauz werden kaum eine andere Deutung zulassen: Licht und Wärme, Feuchtigkeit und Düngung sind ja bekanntlich gerade diejenigen Momente, von denen Wachsthum und Ernährung der Pflanzen sehr wesentlich bestimmt wird. Daß die Ernährungsart auch bei den Thieren auf die Entwickelung der Geschlechtsorgane in hohem Grade influirt, davon liefert uns die bekannte (von Schirach und Huber zuerst beobachtete) Thatsache einen sprechenden Beweis, daß die sogenannten Arbeiterinnen der Bienen bei kümmerlicher Nahrung aufwachsen und nach Belieben in ausgebildete Weibchen verwandelt werden können, wenn die Eier oder jungen Larven derselben mit der Nahrung der sogenannten Königinnen gefüttert werden [1]). Eine ähnliche Beziehung zu der Ernährung verräth es, wenn wir beobachten (Hunter), daß von männlichen Zwillingskälbern — die Kuh gebiert bekanntlich in der Regel nur ein Junges — das eine sehr häufig mit unvollkommenen, abnorm entwickelten Geschlechtsorganen ausgestattet ist.

Allerdings wird man uns hier vielleicht entgegnen, das die mehrgebärenden Thiere sehr gewöhnlich in demselben Wurfe Individuen verschiedenen Geschlechtes zur Welt bringen, was nach unserer Ansicht nicht der Fall sein

[1]) Vgl. hierbei die Bemerkungen von Ratzeburg, in den Nov. Act. Nat. Cur. Vol. XVI. P. I. p. 632 ff.

Digitized by Google

dürfe, da diese doch alle aus demselben mütterlichen Blute ernährt werden. Wenn wir dagegen aber bedenken, daß diese Nachkommen aus verschiedenen Eiern sich entwickeln, daß sie ihre besonderen Nutritionsapparate besitzen, so schwindet, glaube ich, das Gewicht dieses Einwurfes. Die isolirte und selbständige Entwickelung derselben involvirt schon ohne Weiteres die Möglichkeit einer verschiedenen Ernährungsweise. Ueberdies dürfen wir auch nicht außer Acht lassen, daß bei den Geburten jener Thiere die Individuen des einen Geschlechtes an Zahl nicht selten — wie es scheint [1]), sogar gewöhnlich — auffallend überwiegend sind.

Obgleich wir es nach allen diesen Erfahrungen nun als sehr wahrscheinlich betrachten dürfen, daß die Geschlechtsentwickelung in einem hohen Grade von gewissen Besonderheiten der nutritiven Vorgänge bestimmt werde, so müssen wir doch immerhin zugeben, daß damit im Grunde genommen nur wenig gewonnen ist. Wir wissen nicht, worin jene Besonderheiten bestehen, und können natürlich noch viel weniger daran denken, den mechanischen Einfluß derselben auf die Gestaltung der Entwickelungserscheinungen einer weiteren Analyse zu unterwerfen [2]).

Unter den zahlreichen und mannigfachen Momenten, durch welche die Ernährung und Entwickelung des Embryo bestimmt wird, steht natürlich die Individualität der Mutter obenan. Insbesondere gilt dieses für alle diejenigen Geschöpfe, die bis zur völligen Reife oder doch wenigstens bis zur Ausbildung der Geschlechtsorgane im mütterlichen Körper Aufenthalt und Nahrung finden, namentlich also für die Säugethiere. In den übrigen Formen, die schon früher in eine selbständige Beziehung zu der Außenwelt treten, wird der Einfluß des Mutterthieres dagegen, wie überhaupt auf die ganze Entwickelung, so auch besonders auf die der Geschlechtsorgane sonder Zweifel weit geringer ausfallen. Solche Formen werden sich wesentlich eben so verhalten, wie die getrenntgeschlechtlichen Pflanzen. Die Entwickelung des Geschlechtes wird auch bei ihnen wohl vorzugsweise von gewissen directen äußeren Einwirkungen abhängen. Wir können dabei übrigens immerhin zugeben, daß dieselben von Seiten ihrer Mutter vielleicht eine gewisse Prädisposition für das eine oder andere Geschlecht überkommen haben [3]). So ist es ja auch

---

[1]) Folgende Beobachtungen am Hunde mögen dieses beweisen. Unter

10	Jungen	waren	7	männliche	3	weibliche
4	»	»	1	»	3	»
7	»	»	5	»	2	»
6	»	»	3	»	3	»
7	»	»	3	»	4	»
8	»	»	4	»	4	»
3	»	»	0	»	3	»

[2]) Bird (Nasse's Zeitschrift für Anthropologie 1824. Heft 2) hat — für den Menschen — die Behauptung aufgestellt, daß das Geschlecht des Embryo von der Entwickelung der über und unter dem Zwerchfell gelegenen Körperhälfte abhänge, daß bei den männlichen Früchten die bildende Thätigkeit sich mehr nach dem Kopfe und der Brust, bei den weiblichen dagegen mehr nach dem Unterleibe hinwende. Wir brauchen kaum zu bemerken, daß wir diese Annahme (die schon von Rathke in den Abhandlungen zur Bildungsgeschichte I. S. 88 beleuchtet ist) nicht im Geringsten theilen können.

[3]) So sollen sich z. B. die Eier, aus denen die weiblichen Nashornkäfer, Ameisen u. a. hervorkommen, schon an ihrer beträchtlicheren Größe erkennen lassen. Vgl. Kirby und Spence, Entomol. Th. III. S. 98. Auch bei den Hühnereiern hat man nach der Form und Größe auf das Geschlecht des späteren Thieres zurückschließen wollen, indessen (nach Burdach) mit Unrecht.

Digitized by Google

bei den diöcischen Pflanzen, bei denen man zum Theil schon in dem Zustande des sogenannten Samenkornes, wie wir oben erwähnten (an Größe, Gewicht und Form), das spätere Geschlecht erkennen kann, obgleich dieses sich nur unter den entsprechenden äußeren Bedingungen in der vorgezeichneten Weise entwickelt.

Daß die Individualität der Mutter und besonders das Alter derselben auf das Geschlecht der Nachkommen einen Einfluß habe, ist eine alte Meinung, die auch in der That durch zahlreiche Beobachtungen außer Zweifel gesetzt wird (Girou de Buzareingues, Ann. des scienc. natur. 1825. T. V. p. 21, Hofacker, über die Eigenschaften, welche sich von den Eltern auf die Nachkommen vererben, S. 44). So fand z. B. Morel de Vindé (Suite des observat. sur la monte. Paris 1814. p. 34) bei den Schafen, bei denen, wie überhaupt bei allen grasfressenden Hausthieren, die Zahl der männlichen und weiblichen Geburten im Ganzen (nach Thaer, Weber, Hartmann) ziemlich gleich ist, nach dem verschiedenen Alter der Mutter folgende Verhältnisse:

Beobachtungen vom Jahre 1812.

Alter der Mutter.	Männliche Nachkommen.	Weibliche Nachkommen.	Relatives Verhältniß.
$2^1/_2$ Jahr	33	27	122 : 100
$4^1/_2$ »	24	24	100 : 100
$6^1/_2$ »	18	13	134 : 100

Beobachtungen vom Jahre 1813.

$2^1/_2$ »	13	8	162 : 100
$4^1/_2$ »	20	21	95 : 100
$7^1/_2$ »	10	7	143 : 100

Sehr ähnliche Resultate erhielt Hofacker durch tabellarische Zusammenstellung von 2000 Geburten (nach dem Tübinger Familienregister) für den Menschen, bei dem das durchschnittliche Verhältniß der männlichen und weiblichen Geburten = 105 : 100 ist.

Alter der Mutter.	Männliche Nachkommen.	Weibliche Nachkommen.	Relatives Verhältniß.
16 — 26 Jahr	199	164	121 : 100
26 — 36 »	531	525	101 : 100
36 — 46 »	299	268	111 : 100

Was aus den voranstehenden Beobachtungen in überzeugender Weise hervorgeht, ist die Thatsache, daß die Säugethiere in ihrer Jugend und im Alter mehr männliche Junge gebären, als zur Zeit der höchsten Kraft und Reife, in welcher sich die Nachkommen verschiedenen Geschlechtes der Zahl nach das Gleichgewicht halten. Um diese Erscheinungen in ihrer causalen Verknüpfung aufzufassen, fehlen uns aber noch alle Angriffspunkte. Man könnte vielleicht vermuthen, daß die quantitativen Verhältnisse der Ernährung dabei in Betracht kommen, zumal auch Girou beobachtet haben will, daß die Hausthiere bei üppiger Nahrung und Ruhe mehr weibliche Junge erzeu-

Digitized by Google

gen, bei größerer Anstrengung und kärglicher Nahrung dagegen mehr männliche. Es ließen sich selbst noch viele andere Thatsachen hinzufügen, die für eine solche Vermuthung zu sprechen scheinen, auf der einen Seite das Uebergewicht der männlichen Geburten bei den Menageriethieren (G. St. Hilaire, Ann. des scienc. nat. 1839. T. XII. p. 174), bei besonders fruchtbaren Weibern (Burdach, a. a. O. Th. I. S. 589), auf dem Lande, wo die Fruchtbarkeit überhaupt größer ist als in den Städten (Burdach, a. a. O. Th. I. S. 592), bei Mehrgeburten (H. Meckel in Müller's Arch. 1850. S. 235), auf der anderen Seite das Uebergewicht der weiblichen Geburten unter den außerehelichen Kindern (Burdach a. a. O. S. 591), bei den polygamischen Völkern (Schnurrer, geographische Nosologie S. 91), in Fabrikorten (Girou, l. c. p. 403) u. s. w.: allein trotzdem können wir uns nicht entschließen, dieser Hypothese ohne Weiteres beizustimmen. Selbst die unzweifelhafte Thatsache, daß die Königinnen unter den Bienen zu ihrer Entwickelung eine reichlichere Nahrung verlangen, als die Drohnen, könnte möglicher Weise immer noch eine andere Deutung zulassen. So lange wir die Entwickelungsvorgänge überhaupt nur nach ihrer Phänomenologie kennen, müssen wir auf jede weitere Erklärung dieser Thatsachen noch Verzicht leisten.

Wir haben vorhin gesehen, daß die Säugethiere in ihrer Jugend ungleich mehr männliche Nachkommen gebären, als während der Culminationsperiode ihres Lebens .Eine Ausnahme machen hier aber die Erstgeburten, in denen die weiblichen Nachkommen sehr beträchtlich vorwalten. Nach Morel de Vindé gebaren die Erstlingsschafe seiner Heerde, die wir deshalb auch oben unberücksichtigt gelassen haben:

1812 . .	13 männliche,	23 weibliche Lämmer,
1813 . .	14 »	25 » »

also in dem Verhältnisse = 56 : 100. Bei dem Menschen fand Buek (Magaz. der ges. Heilkunde von Gerson und Julius XV. S. 602) in 100 Familien 35 männliche und 65 weibliche Erstgeburten, also nahezu dasselbe Verhältniß, = 53 : 100.

Außer dem Alter der Mutter scheint aber auch das des Vaters von Einfluß auf das Geschlecht des Kindes zu sein. Nach den Zusammenstellungen von Hofacker ergeben sich hierüber folgende Resultate:

Alter des Vaters.	Männliche Nachkommen.	Weibliche Nachkommen.	Relatives Verhältniß.
A. Beim Schafbock.			
1 Jahr	18	15	120 : 100
3½ »	20	23	80,6 : 100
5½ »	25	14	178 : 100
B. Beim Manne.			
24—36 Jahr	599	599	100 : 100
36—48 »	364	319	110,9 : 100
48 » u. darüber	66	33	200 : 100

Jedenfalls geht hieraus soviel hervor, daß im höheren Alter der Väter unverhältnißmäßig mehr Nachkommen männlichen Geschlechts gezeugt werden. Ob man daraus aber abnehmen könne, daß ältere Väter ihren Nachkommen

Digitized by Google

eine gewisse Prädisposition für ihr eigenes Geschlecht übertragen, möchte vielleicht noch zweifelhaft sein.

Berücksichtigen wir die Zahlenverhältnisse der männlichen und weiblichen Geburten nach ihrer Beziehung zu dem Lebensalter beider Eltern, so finden wir nach den Zusammenstellungen von Hofacker (aus 386 Ehen) Folgendes:

Alter der Mutter.	des Vaters.	Knaben.	Mädchen.	Relat. Verhältniß.
16 — 26 Jahr	24 — 36 Jahr	175	150	116,6 : 100
16 — 26 »	36 — 48 »	23	13	176,9 : 100
16 — 26 »	48 — 60 »	1	1	
26 — 36 »	24 — 36 »	361	383	94,2 : 100
26 — 36 »	36 — 48 »	151	132	114,3 : 100
26 — 36 »	48 — 60 »	19	10	190 : 100
36 — 46 »	24 — 36 »	63	66	95,4 : 100
36 — 46 »	36 — 48 »	190	174	109,2 : 100
36 — 46 »	48 — 60 »	46	28	164,3 : 100

Auch den Einfluß der relativen Altersverschiedenheiten auf das Geschlecht der Kinder hat man auf statistischem Wege nachzuweisen versucht. So vertheilen sich z. B. nach Hofacker (a. a. O. S. 51) die Fälle der vorhergehenden Tabelle in folgender Weise:

Vater jünger als Mutter	270 Knaben	298 Mädchen	=	90,6 : 100
Vater eben so alt	70 »	75 »	=	93,3 : 100
Vater 1 — 3 Jahr älter	190 »	163 »	=	116,5 : 100
Vater 3 — 6 » »	237 »	229 »	=	103,4 : 100
Vater 6 — 9 » »	106 »	85 »	=	124,7 : 100
Vater 9 — 12 » »	161 »	112 »	=	143,7 : 100

Eine ähnliche Zusammenstellung lieferte Sadler (Quetelet, sur l'homme etc. I. p. 53) nach den Geschlechtsregistern der englischen Pairs. Er fand:

Vater jünger als Mutter	122 Knaben	141 Mädchen	=	86 : 100
Vater eben so alt	54 »	57 »	=	94 : 100
Vater 1 — 6 Jahr älter	366 »	353 »	=	103 : 100
Vater 6 — 11 » »	327 »	258 »	=	126 : 100
Vater 11 — 16 » »	143 »	97 »	=	147 : 100
Vater über 16 » »	93 »	57 »	=	163 : 100

Wir wollen uns aller weiteren Bemerkungen über die Resultate dieser Zusammenstellungen, die wirklich höchst überraschend sind, enthalten. Die Thatsache, daß die relativen Altersverschiedenheiten der Eltern von größtem Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen seien, wird sich nicht länger bezweifeln lassen, aber an eine physiologische Erklärung derselben ist vorerst noch nicht zu denken.

Uebrigens ist das Alter der Eltern wohl schwerlich das einzige Moment, auf das es bei der Geschlechtsentwickelung der Kinder ankommt. Es ist nur ein einziger, mit leidlicher Sicherheit bekannter Factor, der mit vielen anderen unbekannten, oder doch wenigstens unberechenbaren Größen das endliche

Digitized by Google

Resultat bestimmt, der auch vielleicht bei den Säugethieren einen höheren Werth hat, als sonst.

Directe Einwirkungen von Außen, die bei den niederen Thieren für das Geschlecht maßgebend sein mögen, können bei den Säugethieren natürlich nicht stattfinden. Wir wollen freilich nicht geradezu behaupten, daß die äußeren Verhältnisse hier gänzlich unwirksam seien, aber jedenfalls können sie ihren Einfluß nur dadurch geltend machen, daß sie zuvörderst in dieser oder jener Weise bestimmend auf die Mutter einwirken. Wer weiß, ob die tausend Zufälligkeiten, denen die Schwangere täglich ausgesetzt ist, wirklich so ganz spurlos an dem Embryo vorübergehen. Doch wir wollen uns nicht in vagen Vermuthungen verlieren, die zuletzt nur auf das Geständniß unserer Unkenntniß hinauslaufen müßten.

Mögen nun aber die Ursachen, die das Geschlecht bestimmen, immerhin sein, welche sie wollen, so viel ist jedenfalls gewiß, daß der Erfolg in den einzelnen Fällen außerordentlich wechselnd ausfällt. Es giebt Ehen, in denen bloß Knaben, andere, in denen bloß Mädchen erzeugt werden: die eine Familie zählt mehr Söhne, die zweite mehr Töchter; an diesem Orte walten die männlichen, an jenem die weiblichen Geburten vor. Trotz allen diesen Schwankungen stellt sich aber wunderbarer Weise im großen Ganzen eine gewisse Constanz in den Zahlenverhältnissen der beiden Geschlechter heraus, wie sie das jedesmalige Bedürfniß der Erhaltung für die einzelnen Thierarten verlangt. In den meisten höheren Thierformen ist die Proportion der beiden Geschlechter annäherungsweise so ziemlich dieselbe [1]). Nur einige polygamisch lebende Thiere machen eine Ausnahme, wie die Hühnervögel, unter denen bei dem Rebhuhn das Verhältniß der Männchen zu den Weibchen = 3 : 4, bei dem Haushuhn gar = 1 : 12 sein soll. Bei Asterias rubens fand Kölliker (Beiträge zur Kenntniß der Geschlechtsverhältnisse S. 37) unter 50 Individuen nur ein einziges Männchen und in der Gruppe der Rundwürmer u. a. giebt es Arten, bei denen die Männchen noch sehr viel seltener sind.

Bei den Fischen sollen dagegen wenigstens noch ein Mal so viel Männchen als Weibchen vorkommen (Bloch, a. a. O. I. S. 148), bei den meisten Insecten, namentlich den Schmetterlingen, 3 bis 4 Mal so viel (Meinecke im Naturforscher Bd. VIII. S. 138).

Wir brauchen uns übrigens wohl kaum nach gewissen besonderen Mitteln umzusehen, durch welche die einzelnen Ungleichheiten in der Erzeugung der männlichen und weiblichen Nachkommen zu jener bestimmten Constanz sich ausgleichen. Die Natur derjenigen Mittel, welche überhaupt zur Production des einen oder anderen Geschlechtes zusammenwirken, wird hier zur Erklärung vollkommen ausreichen. Es ist das sogenannte Gesetz der großen Zahl, das sich, wie bekanntlich, so vielfach in den physischen und moralischen Verhältnissen der menschlichen Gesellschaft, so auch hier in den Zahlenverhältnissen der männlichen und weiblichen Thiere offenbart. An den Verschiedenheiten dieser Zahlenverhältnisse bei den einzelnen Thierarten wird man keinen Anstoß nehmen, sobald man bedenkt, daß eine jede Thierform

---

[1]) Bei dem Menschen kommen (nach Hufeland und Burdach) durchschnittlich auf 100 weibliche Geburten 105 männliche. Nach Bellingeri und St. Hilaire (Ann. des scienc. nat. 1839. T. XII. p. 175) werden auch bei den pflanzenfressenden Säugethieren etwas mehr männliche Nachkommen geboren, bei den Raubthieren dagegen mehr weibliche.

Digitized by Google

einen bestimmten, mehr oder minder eng umgränzten Lebenskreis hat, der gewisse äußere Einwirkungen, die in dieser oder jener Weise bestimmend auf die Entwickelung des Geschlechtes influiren, bald ausschließt, bald auch in verschiedenem Grade zuläßt.

Einen sehr überzeugenden Beweis für die Abhängigkeit der Geschlechtsentwickelung von gewissen äußeren Einwirkungen liefern uns auch noch die Zwittermißgeburten, die mitunter bei den getrenntgeschlechtlichen Thieren, auch bei den höchsten, den Säugethieren und Menschen, vorkommen. Mit der Annahme einer von Anfang an vorhandenen Geschlechtlichkeit läßt sich die Existenz derselben nicht vereinigen. Man hat freilich häufig versucht, die Realität dieser Mißbildung überhaupt in Abrede zu stellen, bei näherer Prüfung aber können wir nur so viel zugeben, daß man mit der Annahme derselben früher allzu freigebig gewesen ist. In früherer Zeit sah man fast in jeder Deformität der Geschlechtsapparate eine Zwittermißbildung, selbst da, wo sich dieselbe vielleicht nur auf die äußeren Theile erstreckte. Auch die entschieden männlichen Säugethiere mit excessiv entwickeltem Weber'schen Organe (mit Scheide und Uterus) hat man mit Unrecht, wie wir schon oben bemerkten, als wirkliche Zwitter (als Fälle eines sogenannten Hermaphroditismus transversalis) in Anspruch genommen.

Von einem Zwitter verlangen wir mit Recht die gleichzeitige Anwesenheit von beiderlei Keimdrüsen, von Eierstock und Hoden, deren specifische Natur durch alle Hülfsmittel unserer heutigen Diagnostik, namentlich auch durch das Mikroskop außer Zweifel gesetzt sein muß. Wäre das überall und beständig geschehen, so würden hier nicht so viele unzuverlässige und verdächtige Fälle untergelaufen sein (vgl. unsere Anmerkung S. 766.)

Ich kenne nur einen einzigen Fall, in dem die gleichzeitige Anwesenheit von beiderlei Keimdrüsen durch die Beobachtung der Eier und Samenkörperchen mit absoluter Sicherheit constatirt ist, und das ist der schon oben S. 746 erwähnte, den ich selbst bei unserer gewöhnlichen Flußmuschel (Unio) beobachtet habe.

Aber auch die anatomische Bildung der Keimdrüsen (mit den Ausführungsgängen) giebt uns in manchen Fällen so bestimmte Anhaltspunkte für eine richtige Deutung, daß es in der That nur einer vorgefaßten Meinung zu Liebe geschehen kann, wenn man die Beweiskraft derselben leugnet. Zu diesen rechne ich namentlich den Fall von Nicholls beim Hummer (Philos. transact. for 1730. Vol. XXXVI. p. 290), die Fälle von Klug bei Melitaea didymus (Froriep's Notizen Bd. X. S. 183), von Schultz bei Gastropacha quercifolia (Rudolphi in den Abhandlungen der Königl. Akademie zu Berlin für 1825. S. 55), sowie von Berthold beim Menschen (Abhandlungen der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 1844. Bd. II.).

2. Von den Geschlechtsproducten.

a) Vom Eierstocksei.

Zusammensetzung und Bau im Allgemeinen.

So weit die geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt, geschieht sie, wie schon oben bemerkt wurde, überall durch Vermittelung der Eier (ovula). Es war ein Irrthum, wenn man früher, bis vor fünfundzwanzig Jahren, annahm, daß bei den Säugethieren (mit dem Menschen) diese Eier fehlten oder

Digitized by Google

vielmehr erſt gleichzeitig mit dem Embryo nach der Begattung in dem Fruchthälter ſich bildeten. Wir wiſſen jetzt mit der größten Beſtimmtheit, daß auch die Säugethiere, gleich den übrigen Thierformen, Eier im Ovarium enthalten, daß dieſe hier, wie überall, ſelbſtſtändig und ohne jede geſchlechtliche Einwirkung entſtehen, daß ſie erſt ſpäterhin, nach ſtattgefundener Befruchtung, den Embryo aus ſich hervorbilden. Die Entdeckung des primitiven Säugethiereies, die wir dem berühmten Embryologen von Baer (de ovi mammalium et hominis genesi. Lips. 1827) verdanken, dürfen wir mit Recht als eine der bedeutungsvollſten in der Geſchichte unſerer Wiſſenſchaft anſehen. Mit ihr iſt die Allgemeinheit eines Satzes nachgewieſen, der den Ausgangspunkt für die ganze Lehre von der Zeugung und Entwickelung bildet.

Wenn wir die weiblichen Zeugungsproducte mit dem gemeinſchaftlichen Namen der Eier bezeichnen, ſo geſchieht das übrigens nicht bloß deshalb, weil ſie in ihren phyſiologiſchen Schickſalen unter ſich übereinſtimmen, weil ſie nach der Befruchtung zu einem neuen ſelbſtändigen Geſchöpfe ſich entwickeln, ſondern auch deshalb, weil ſie in ihrem Bau eine große Gleichmäßigkeit beſitzen. Die ſchönen und umfaſſenden Unterſuchungen von R. Wagner (Prodromus historiae generationis. Lips. 1836) haben dieſes zur Evidenz erwieſen. Kommen im Einzelnen auch mancherlei auffallende Verſchiedenheiten vor, ſo ſind doch die Grundzüge des Baues im Allgemeinen dieſelben, mögen die Eier nun den Säugethieren oder Vögeln, den Schnecken oder Inſecten, den Würmern oder Polypen angehören.

Den Hauptheil des Eies bildet das eigentliche Bildungsmaterial, der Dotter (vitellus), der äußerlich, wie wir ſchon früher bemerkt haben, von einer bläschenförmigen, mehr oder minder derben Hülle umgeben iſt und ein kleines helles und durchſichtiges, gleichfalls bläschenförmiges Gebilde mit einem einfachen oder mehrfachen kernartigen Flecke im Inneren einſchließt. Die äußere Hülle des primitiven Eies wird wohl am beſten mit dem Namen der Dotterhaut (membrana vitellina) bezeichnet, trägt aber in manchen Fällen auch noch andere, zum Theil nur für ſpecielle Verhältniſſe paſſende Benennungen, Zona pellucida, Chorion u. ſ. w. Das kleinere helle Bläschen im Inneren des Dotters hat den Namen des Keimbläschens (vesicula prolifera s. germinativa) oder des Purkinje'ſchen Bläschens — nach ſeinem Entdecker (Purkinje, Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lips. 1830) —, während der Fleck, den daſſelbe einſchließt, der Keimfleck (macula germinativa) oder der Wagner'ſche Fleck (gleichfalls nach ſeinem Entdecker, R. Wagner, Prodromus etc. oder Erſch und Gruber's Encyklopädie. Art. Ei) genannt wird.

Zu dieſen allgemeinen und weſentlichen Theilen des Eies kommen während des Durchganges durch die Leitungsapparate oder des längeren Aufenthaltes in denſelben häufig auch noch andere acceſſoriſche Theile, die auf die äußere Dotterhaut ſich ablagern und mitunter eine ſehr anſehnliche Größe erreichen. Zu dieſen letzteren gehört vornehmlich das Eiweiß (albumen) und die Schale (testa), die bald einzeln, bald auch gleichzeitig neben einander vorkommen, und ſich keineswegs etwa ausſchließlich auf die Eier der Vögel beſchränken. In phyſiologiſcher Beziehung müſſen wir das Eiweiß zunächſt als ein Complement des Dotters betrachten, als eine Anhäufung von Bildungsmaterial, das an der Entwickelung und Ernährung des Fötus in mannigfacher Weiſe theilnimmt. Die Schale dagegen iſt im Weſentlichen nur ein Schutzapparat.

Wir werden bei einer ſpäteren Gelegenheit auf dieſe acceſſoriſchen Theile

Digitized by Google

nochmals zurückkommen. Gegenwärtig ist es zunächst das Eierstocksei, das wir in das Auge fassen, und dieses besteht fast überall nur aus den vorher erwähnten Theilen. Indessen dürfen wir es nicht verschweigen, daß sich die reifen Eier bisweilen auch schon an ihrer Bildungsstätte mit einer festen schalenartigen Hülle versehen, die wir zum Unterschiede von der eigentlichen Schale, mit der sie freilich physiologisch übereinstimmen mag, fortan unter dem Namen des Chorion bezeichnen werden.

Die Form des reifen Eierstockseies ist in der Regel eine sphärische oder ovale. Bei Anwesenheit eines Chorions finden sich indessen sehr häufig auch andere, mehr oder minder abweichende, zum Theil sogar höchst sonderbare Formen. Man kennt Eierstockseier von linsenförmiger oder napfförmiger Gestalt, Eier, deren Oberfläche an den einzelnen Stellen nach einem verschiedenen Radius gekrümmt ist, Eier mit Fortsätzen und Auswüchsen u. s. w. Trotz allen diesen Verschiedenheiten dürfen wir aber als Grundform des thierischen Eies immerhin die Kugelform ansehen.

Noch beträchtlicher ist der Wechsel in der Größe der reifen Eierstockseier. Es giebt Eier, die nur $^1/_{200}$''' im Durchmesser halten, oder gar noch weniger, und Eier, die bis auf eine Größe von 3—5 Zollen heranwachsen [1]). Zwischen diesen Extremen liegen alle nur denkbaren Mittelglieder. Dasselbe gilt natürlich von dem Gewicht der Eier. Bei 1''' Durchmesser wiegt das Ei etwa = 0,01 Gr. Beträgt der Durchmesser also $^1/_{200}$''', so gehen mehrere Millionen Eier auf 1 Gr., während das Ei der Strauße dagegen mehrere 100 Gr. wiegt.

Von den einzelnen Theilen des reifen Eies ist es namentlich der Dotter, der durch seine Menge bestimmend auf Gewicht und Größe einwirkt. Wie es die Bedürfnisse der einzelnen Thierformen erheischen, ist die Quantität desselben bald sehr beträchtlich, bald auch außerordentlich gering. Wir haben schon oben hervorgehoben, daß im Allgemeinen das Volumen der ausgebildeten Thiere hierfür ein Maaß abgeben kann. Es ist wenigstens eine unverkennbare Thatsache, daß kleinere Thiere auch kleinere, mit einer geringeren Dottermenge ausgestattete Eier produciren, obgleich hier im Einzelnen manche höchst auffallende und überraschende Ausnahmen vorkommen.

Nach seiner histologischen Zusammensetzung besteht der Dotter gleich einer Emulsion aus einer durchsichtigen zähflüssigen Grundmasse und zahllosen verschieden entwickelten kleineren und größeren körperlichen Elementen, die in derselben suspendirt sind.

Die erstere, die sogenannte Dotterflüssigkeit (liquor vitelli), erscheint in der Regel um so überwiegender und deutlicher, je jünger das Ei ist. Späterhin tritt sie gewöhnlich immer mehr zurück, während die Formbestandtheile des Dotters dafür an Zahl und Größe und Entwickelung zunehmen. In manchen Fällen ist sie am Ende kaum noch etwas Anderes, als ein gemeinsames Bindemittel zwischen den einzelnen Dotterkörperchen. Es fehlt allerdings auch nicht an Beispielen, in denen das primitive Verhältniß der Dotterflüssigkeit persistirt, aber die Zahl derselben ist im Ganzen nur gering.

Aus dem Verhalten gegen Weingeist und andere Reagentien, wie aus

---

[1]) Ein frisch gelegtes Ei von Rhea Nouae Hollandiae, das ich in Gemeinschaft des Herrn Prof. Bischoff untersuchen konnte, enthielt einen Dotter von 3$^1/_2$'' Länge und 2$^1/_2$'' Breite.

Digitized by Google

den Dotteranalysen im Ganzen darf man wohl mit Bestimmtheit entnehmen, daß die Dotterflüssigkeit in ihrer Hauptmasse eine eiweißartige Beschaffenheit habe. Wahrscheinlicher Weise ist sie auch das Menstruum jener mancherlei (schwefel- und phosphorsauren) Salze, die in dem Dotter vorkommen (vgl. Berzelius, Thierchem. IX. S. 650). Die körperlichen Dotterelemente bestehen dagegen vorzugsweise aus Fett, wie man eben so wohl aus ihrem optischen Verhalten unter dem Mikroskope, als auch bei Behandlung mit Aether u. s. w. erkennen kann. Uebrigens zeigt dieses Fett schon nach seinem mikroskopischen Aussehen mancherlei Verschiedenheiten, zum Theil vielleicht den verschiedenen Fettarten entsprechend, die man bei der chemischen Analyse in dem Dotter antrifft (vgl. Lehmann, physiolog. Chemie Th. II. S. 351). Bald ist es mehr flüssig und ölartig, bald mehr fest; bald, wie es scheint, chemisch rein, bald auch in verschiedenem Verhältniß an eine albuminöse Substanz gebunden. Leider ist die Methode der mikrochemischen Untersuchung noch nicht so weit ausgebildet, daß wir schon heute alle die Verschiedenheiten, die hier vorkommen, gehörig zu würdigen verständen [1]).

Unter den körperlichen Elementen des Dotters unterscheiden wir zunächst die kleinen mehr oder weniger dunklen und undurchsichtigen Körnchen mit Molekularbewegung. Sie sind von allen Dotterelementen die zahlreichsten und constantesten, die bei keinem Thiere fehlen und in vielen Fällen sogar die ausschließliche oder doch die vorherrschende Masse der geformten Dotterbestandtheile ausmachen. Gewöhnlich finden sich außer ihnen übrigens noch andere größere Dotterkörperchen, die durch ihre dunklen Contouren und ihr starkes Lichtbrechungsvermögen als deutliche Fettmassen sich zu erkennen geben. In der Regel haben diese Fettkörperchen eine sphärische Gestalt, so daß man sie für Fetttröpfchen halten könnte, obgleich ihre Consistenz mitunter so groß ist, daß sie bei äußerem Drucke zerklüften und in Stücke springen. In anderen Fällen finden sich auch eckige und selbst tafelförmige Fettkörperchen.

Hier und da bemerkt man außer den Fettkörperchen noch besondere blasse Dotterkugeln, die sich an Lichtbrechungsvermögen nur wenig von der umgebenden Flüssigkeit unterscheiden. Daß dieselben eine abweichende chemische Beschaffenheit besitzen, ist nicht zu verkennen. Ihr Fettgehalt ist offenbar geringer, und daher tragen sie denn auch mit Recht den Namen der Eiweißkugeln. Uebrigens finden sich zwischen ihnen und den genuinen Fettkörperchen zahlreiche Mittelformen, die man mit Sicherheit weder den einen, noch den anderen hinzurechnen kann. Durch allmälige Abstufungen in dem Fettgehalte gehen beiderlei Bildungen ohne Gränzen in einander über. Mitunter finden sich auch Eiweißkugeln, in deren Innerem eine Anzahl kleinerer Fettkörperchen eingelagert sind.

Man hat die größeren Fettkörperchen und Eiweißkugeln nicht selten als Zellen gedeutet, und es ist wahr, daß das äußere Aussehen diese Deutung oftmals zu rechtfertigen scheint. Bei näherer Untersuchung wird man indessen das Irrthümliche dieser Behauptung einsehen. Fettkörperchen und Eiweißkugeln haben niemals eine distincte Zellenmembran, entwickeln sich auch nie-

[1]) Wie wenig übrigens diese optischen Verschiedenheiten für die Bestimmung der Dotterelemente ausreichen, haben wir neuerlich u. A. durch Virchow (Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. IV. S. 236) erfahren, der auf mikrochemischem Wege nachwies, daß die platten Dotterkörperchen der Batrachier und Fische (die sogenannten Stearintäfelchen), die man bisher für ein gewöhnliches fast reines Fett hielt, aus einer stickstoffhaltigen (ob freilich eiweißartigen?) Substanz bestehen.

Digitized by Google

mals nach dem Zellentypus. Sie entstehen aus der Metamorphose (Vergrößerung, Verschmelzung) der körnigen Dottermolekule und zwar erst ziemlich spät, nachdem der Dotter schon lange seine primitive klare und durchsichtige Beschaffenheit verloren hat. Selbst im ausgebildeten Ei findet man mitunter noch mannigfache Zwischenformen zwischen beiderlei Bildungen.

Wenn ich die Zellennatur der gewöhnlichen Fettkörperchen und Eiweißkugeln des Dotters in Abrede stelle, so will ich damit aber keineswegs behaupten, daß die Existenz von Dotterzellen im Eierstockei überhaupt den Fabeln zugehöre. Es giebt wirklich eine Anzahl von Thieren, deren Dotterelemente eine zellige Beschaffenheit haben. Aber die Zahl dieser Thiere ist sehr viel kleiner, als man gewöhnlich annimmt. Sie beschränkt sich auf die Vögel und beschuppten Amphibien, in deren Eierstockeiern man (wie schon Schwann in den mikroskopischen Untersuchungen S. 57 mit größter Bestimmtheit nachgewiesen hat) auf einem früheren Stadium der Entwickelung unverkennbare gekernte Zellen unterscheidet, die sich späterhin mit Fettkörnchen oder Fetttropfen füllen, den Zellenkern verlieren und also umgewandelt die Stelle der gewöhnlichen Dotterelemente vertreten.

Was wir über die morphologische Zusammensetzung des Dotters hier in Kürze mitgetheilt haben, mag hinreichen, um einen Blick in den Reichthum jener Bildungen zuzulassen, die uns bei der Betrachtung der Eierstockeier in dem Thierreiche entgegentreten. Durch die jedesmalige Beschaffenheit der Dotterelemente, die Besonderheiten ihrer Bildung, relativen Menge, Form und Größe entstehen zahllose materielle Verschiedenheiten, die für die späteren Schicksale der Eier gewiß von der höchsten Bedeutung sind. Ihre vollständige Erkenntniß, von der wir heute noch weit entfernt sind, bildet eine der wichtigsten Aufgaben unserer wissenschaftlichen Forschung.

In der Regel besitzt der Dotter des thierischen Eies bekanntlich eine gelbe Färbung. Das Pigment, von dem dieselbe herrührt, ist an die Fettkörperchen gebunden und läßt sich mit dem Fette derselben durch Aether extrahiren. Bei längerer Ruhe scheidet es sich aus dieser Lösung in Form von großen gelbrothen rhombischen Krystallen ab, die in ihrem Aussehen mit Cholestearinkrystallen einige Aehnlichkeit haben und durch Schwefelsäure eine bunte Farbenwandelung erleiden (H. Meckel, Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie III. S. 425). Uebrigens finden sich in Hinsicht dieser Färbung zahlreiche Verschiedenheiten in den Eiern der einzelnen Thiere, namentlich bei den wirbellosen. Sie variirt auf der einen Seite bis in's Weiße und Weißlichgrüne, auf der anderen durch dunklere Nuancen in's Rothe, bis in's tiefste Braun hinüber. Selbst blaue, violette, grüne Eier sind keineswegs selten. Daß diese Farbenverschiedenheiten indessen physiologisch von größerem Werthe seien, möchten wir bezweifeln, da man mitunter selbst innerhalb der Gränzen derselben Thierart, bei den einzelnen Individuen (nach den Wohnplätzen) und sogar bei den einzelnen Eiern desselben Individuums mancherlei Abweichungen in der Färbung antrifft. (So nach Rathke, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgesch. I. S. 4 und Erdl, Entwickelung des Hummereies S. 13, bei den Krebsen; nach Krohn, Arch. für Naturgesch. 1852. I. S. 70 bei Syllis prolifera; nach Grube, Untersuchungen über die Entwickelung der Anneliden I. S. 5 bei Clepsine u. s. w.)

Das Keimbläschen im Inneren des Dotters hat eine äußerst zarte structurlose Hülle von sphärischer Gestalt (mag die Form des Eies auch noch so abweichend sein) und umschließt außer dem Keimfleck einen hellen dünnflüssigen Inhalt, der bei Zusatz von Weingeist, Essigsäure u. s. w. sich trübt

Digitized by Google

und gerinnt und wahrscheinlich eiweißartiger Natur ist. In den jüngsten Eiern ist dasselbe relativ zum Ganzen am größten: Größenzunahme und Wachsthum des Keimbläschens hält mit der Ausbildung des Eies nicht denselben Schritt und cessirt am Ende gänzlich. In den reifen Eiern richtet sich die Größe im Allgemeinen nach dem Volumen des Dotters. Das Keimbläschen des Hühnereies ist fast 1‴ groß. Bei Sphinx populi mißt es im Ei von $^1/_3$‴ = $^1/_{20}$‴, bei Ascaris depressa im Ei von $^1/_{15}$‴ = $^1/_{100}$‴, bei Asc. dentata im Ei von $^1/_{76}$‴ = $^1/_{220}$‴ u. s. w.[1]). Im Ganzen sind übrigens die Größenverschiedenheiten des Keimbläschens weit weniger beträchtlich, als die der Eier.

Im Anfange liegt das Keimbläschen im Centrum des Eies, an allen Seiten gleichmäßig von Dottersubstanz umgeben. Späterhin ändert sich aber dieses Verhältniß. In den reifen Eiern hat es eine mehr oder minder excentrische Lage. In manchen Fällen ist es sogar vollkommen wandständig, so daß es dann als ein wasserhelles Bläschen durch die äußere Dotterhaut hindurchschimmert. Zur Erklärung dieser Verschiedenheiten hat man nicht selten angenommen, daß das Keimbläschen allmälig aus der Tiefe nach der Peripherie emporrücke[2]). Wie aber schon von anderer Seite (besonders von Reichert und Coste) hervorgehoben wurde, ist diese Lagenveränderung des Keimbläschens nur eine scheinbare oder relative, die durch das excentrische Wachsthum der Dottermasse bedingt wird und deshalb denn auch im Allgemeinen um so auffallender erscheint, je größer das Gesammtvolumen des Dotters ist. Die Masse, die das Keimbläschen zunächst umgiebt, hat übrigens in der Regel eine gleichmäßige feinkörnige Beschaffenheit, mag die Bildung des übrigen Dotters auch eine abweichende sein.

Bei der Gleichmäßigkeit, die das Keimbläschen der thierischen Eier in Form und Bildung darbietet, muß es überraschen, wenn wir an dem sogenannten Keimfleck, der excentrisch an der Innenwand desselben anliegt, zahlreiche sehr bedeutende Verschiedenheiten auffinden. Außer der Lage im Inneren des Keimbläschens ist fast nur noch das Verhalten gegen Essigsäure (Unlöslichkeit) und andere Reagentien — aus dem wir auf einen reichlichen Fettgehalt zurückschließen dürfen — das einzige gemeinschaftliche Merkmal des Keimfleckes. In der Regel bildet derselbe übrigens eine zusammenhängende rundliche Masse von feinkörniger Beschaffenheit und opakem Aussehen, die unter dem Deckgläschen mancherlei Formen annimmt und ohne Umhüllungshaut ist. Nicht selten lassen sich im Inneren auch einzelne größere Molekule — mitunter nur ein einziges — ganz deutlich unterscheiden. In manchen Fällen nehmen diese Molekule an Zahl und Selbstständigkeit in einem solchen Grade zu, daß der ganze Keimfleck eine haufenförmige Aggregation von Körnern darstellt. Trennen sich diese Körner, so spricht man von einem mehrfachen Keimflecke oder von mehreren isolirten Keimflecken im Inneren des Keimbläschens. Solcher Flecken zählt man dann, je nach dem Alter und der Abstammung der Eier, 10—20—100 und noch mehr. Anfangs findet sich beständig eine geringere Anzahl, ja es giebt sogar ein Stadium in der Entwickelungsgeschichte des Eies, in dem auch die Keimbläschen mit

---

[1]) Zahlreiche Messungen in den Eiern verschiedener Thiere auf den einzelnen Stadien der Entwickelung bei R. Wagner, Prodromus etc. p. 13—15.

[2]) Bald sollte diese Wanderung durch die specifische Leichtigkeit des Keimbläschens, bald auch durch besondere Vorrichtungen im Inneren des Dotters (ein förmliches Gubernaculum — das gar nicht existirt) vermittelt werden.

Digitized by Google

mehreren Keimflecken nur einen einzigen Keimfleck[1]) besitzen. Die mehrfachen Keimflecke haben eine durchsichtige Beschaffenheit und ein ziemlich starkes Lichtbrechungsvermögen, wie es den Fettkörperchen zukommt. Gleich diesen sind sie auch nicht selten für Bläschen oder Zellen gehalten worden, doch mit demselben Unrecht.

Bei vielen Thieren zeigt die Bildung des Keimfleckes auch zahlreiche individuelle Abweichungen. Bald finden sich neben einem größeren Keimflecke einige kleinere accessorische, bald sind die Körner eines aggregirten Keimfleckes zerstreut und isolirt u. s. w.

Was die äußere Dotterhaut betrifft, so ist diese wohl beständig eine structurlose, durchsichtige und elastische Membran von verschiedener Dicke. Daß dieselbe, wie man es z. B. für die Vögel behauptet hat, jemals aus verfilzten Fasern (Coste) oder verwachsenen Zellen (H. Meckel) bestehen, glaube ich mit Bestimmtheit in Abrede stellen zu können. Selbst nach Zusatz von Ammoniak, Natron u. s. w. läßt sie keinerlei Zusammenhang erkennen.

In den jüngeren Eiern liegt diese Dotterhaut immer dicht auf der äußeren Oberfläche des Dotters. Ebenso gewöhnlich in den reifen Eiern, obgleich sich mitunter (z. B. bei der Flußmuschel, dem Krebs, den Spinnen) auch zwischen beiden in geringerer oder größerer Menge eine helle und wässerige Flüssigkeit ansammelt, welche die Dotterhaut abhebt. Bei solcher Anordnung hat man die Dotterhaut bisweilen für ein Chorion gehalten und im Umkreis der Dotterkugel noch eine besondere zarte Hülle angenommen[2]), bei näherer Untersuchung wird man sich jedoch bald überzeugen, daß die scharfen Contouren der Dotterkugel nur von der zähen Beschaffenheit des Liquor vitelli herrühren.

Wo außer der Dotterhaut noch ein Chorion vorkommt, da bildet sich dieses beständig erst spät, gegen das Ende der Entwickelung. Es entsteht durch eine besondere secretorische Thätigkeit des Ovariums, mitunter auch durch Umwandlung und Persistenz der Drüsenzellen im Umkreis der Dotterhaut. So namentlich in denjenigen Fällen, in denen das Chorion, wie bei den Insecten u. a., eine zellige Beschaffenheit hat. Sonst ist es in der Regel structurlos, spröde und undurchsichtig[3]). Auf der Außenfläche trägt dasselbe nicht selten Hervorragungen und Anhänge von wechselnder Form und Größe, die das Aussehen des Eies, das so schon bei der Anwesenheit eines Chorion meist etwas abweichend ist, noch mehr verändern.

In den Eiern mit Chorion ist die Dotterhaut übrigens gewöhnlich außerordentlich zart und nicht einmal immer als eine eigentliche Membran zu erkennen.

---

[1]) So beobachtete schon R. Wagner (Prodromus etc.) bei den Knorpelfischen und beschuppten Amphibien, H. Rathke (de animalium crustaceorum generatione p. 4) bei den Crustaceen, Wittich (Müller's Arch. 1849. S. 117) bei dem Stichling, dem Frosch und der Kreuzspinne.

[2]) So R. Wagner (l. c.) bei Unio, Epeira, Astacus. Auch für das Säugethierei hat man oftmals dasselbe behauptet. Vgl. Bischoff Entwickelungsgesch. des Kanincheneies S. 5.

[3]) Das Chorion der rhabdocoelen Strudelwürmer, der Süßwasserpolypen und Bryozoen besteht (nach Schultze, Beiträge zur Naturgesch. der Turbellarien I. S. 33 und eigenen Untersuchungen) aus Chitin, einem eigenthümlichen Stoffe, der bei den Wirbellosen sehr weit verbreitet ist und die Stelle des Horngewebes bei den Vertebraten zu vertreten scheint. In dem Chorion der Insecten fehlt das Chitin, obgleich dasselbe sonst gerade bei diesen Thieren sehr allgemein vorkommt.

Digitized by Google

Bau und Bildung der Eierſtockseier in den einzelnen Abtheilungen des Thierreiches.

Bei der großen Bedeutung, die eine genaue Kenntniß vom Bau und der Bildungsgeſchichte des Eies für die Embryologie und die ganze Lehre von der Zeugung hat, wird es gerechtfertigt erſcheinen, wenn wir unſere Unterſuchungen hier auch noch auf die einzelnen Abtheilungen des Thierreiches im Speciellen ausdehnen, um theils den Umfang der hauptſächlichſten Modificationen der Eibildung, theils auch die eigenthümlichen Organiſationsverhältniſſe innerhalb der jedesmaligen Gruppen noch weiter kennen zu lernen. (Als Hauptwerk können wir hier außer den ſchon oben citirten Arbeiten von R. Wagner noch C. Th. v. Siebold's vergleichende Anatomie anführen.)

Wirbelthiere.

Säugethiere.

Das Eierſtockſei der Säugethiere (vgl. hierüber vornehmlich Biſchoff's Entwickelungsgeſch. der Säugethiere und des Menſchen S. 3—18) iſt auffallender Weiſe durch eine unverhältnißmäßige Kleinheit ausgezeichnet, durch eine Eigenthümlichkeit, die es begreiflich macht, wie daſſelbe trotz den mannigfachſten Unterſuchungen ſo lange, bis auf von Baer (l. c.), hat unbekannt bleiben können [1]). Mit unbewaffnetem Auge iſt das primitive Säugethierei faſt unſichtbar [2]). Bei dem Menſchen und den übrigen größeren Formen mißt es im ausgebildeten Zuſtand etwa $^1/_{10}'''$, bei dem Schwein, dem Hund, der Katze, dem Kaninchen u. a. $^1/_{13}'''$, bei dem Meerſchweinchen, der Ratte, der Maus u. ſ. w. $^1/_{20}'''$.

Ungeachtet dieſer Kleinheit iſt die Dotterhaut des Säugethiereies von anſehnlicher Dicke. Sie erſcheint bei mikroſkopiſcher Unterſuchung als ein durchſichtiger, heller Ring im Umkreis der dunkleren Dotterkugel, als eine Zona pellucida, die nach Außen und Innen von einer ſcharfen Contour begränzt wird [3]). Nur in dem menſchlichen Ei erſcheint die äußere dieſer Contouren weniger ſcharf und beſtimmt, als es ſonſt der Fall iſt. Der Dotter füllt im Normalzuſtande wohl beſtändig den ganzen inneren Raum der Dotterhaut. Allerdings ſieht man zwiſchen beiden (namentlich beim Menſchen) nicht ſelten einen kleinen Zwiſchenraum, der durch das Zurückweichen der inneren Dotterkugel entſtanden iſt; allein ſchon die Unregelmäßigkeit im Auftreten dieſes Verhältniſſes verbietet, darauf ein größeres Gewicht zu legen.

---

[1]) Schon vorher hatten übrigens Prevoſt und Dumas (vielleicht ſelbſt Regnerus de Graaf) das Eierſtockſei der Säugethiere geſehen, ohne es indeſſen zu erkennen. (Ueber das Hiſtoriſche dieſer Entdeckung vergleiche R. Wagner, Beitr. zur Geſch. der Zeugung und Entwickelung I. S. 3 ff. und Biſchoff a. a. O.)

[2]) Die Angabe von Owen (Todd's Cyclop. of Anat. and Physiol. Art. Monotremata. Vol. III. p. 365), daß das Ei des Schnabelthieres 2''' im Durchmeſſer halte, bedarf, da ſie nur auf Unterſuchungen an Spiritusexemplaren ſich ſtützt, noch der weiteren Beſtätigung. Bis dahin dürfen wir wohl annehmen, daß hier eine Verwechſelung mit dem Graaf'ſchen Follikel ſtattgefunden habe.

[3]) Nach älteren unrichtigen Angaben ſollte dieſe Dotterhaut eine Eiweißſchicht ſein, die entweder gar keine begränzenden Wandungen beſäße oder von zweien ſehr feinen Hüllen umſchloſſen würde.

Digitized by Google

Auch kann man mitunter wahrnehmen, wie sich dieser Abstand erst während der Untersuchung durch Imbibition von Wasser bildet und vergrößert. In solchen Fällen zeigt der Dotter auch bisweilen, wie es Bischoff namentlich beim Schwein beobachtet hat, statt der normalen Kugelform eine abweichende plattgedrückte, biconvexe oder biconcave Beschaffenheit [1]).

Histologisch besteht die Dottermasse des Säugethiereies aus kleinen Körnchen, die in einer zähflüssigen Substanz suspendirt sind und zur Zeit der Reife besonders zahlreich erscheinen. Bei den Fleischfressern sind dieselben im Allgemeinen weit reichlicher vorhanden, als bei den Pflanzenfressern. Die Eier dieser Thiere haben denn auch deshalb gewöhnlich ein dunkleres Aussehen. Bei völliger Reife enthält der Dotter außerdem noch ganz constant einige größere Fettkörperchen, die durch ihr Lichtbrechungsvermögen leicht auffallen. Das Bindemittel der einzelnen Dotterelemente erscheint in manchen Fällen (bei dem Menschen, Schwein, Kaninchen u. a.) so zäh, daß der Dotter beim Spalten der Zona in zusammenhängender Masse, als eine runde, scharf begränzte Kugel austritt. Man hat diesen Umstand wohl durch die Annahme einer besonderen zarten Hülle unter der Zona erklären wollen, allein eine solche läßt sich auf keinerlei Weise zur Anschauung bringen. Je mehr man das primitive Säugethierei untersucht, desto bestimmter wird man sich davon überzeugen, daß die Zona, wie außer Bischoff auch noch Coste, Wharton Jones u. A. annehmen, die einzige primitive Eihülle darstellt.

Das Keimbläschen des Säugethiereies, das v. Baer nur unvollständig gesehen hatte (Heusinger's Zeitschrift für Physiologie Bd. II. S. 138) und erst später von Coste (Recherches sur la génerat. des mammiferes. Par. 1834. p. 28), sowie von Wharton Jones (Lond. and Edinb. philos. Mag. vol. VII. p. 209) und Bernhardt (Symbolae ad ovi mammalium histor. ante praegnationem. 1834. p. 22) erkannt wurde, ist in den reifen Eiern nur selten ohne Anwendung eines weiteren Hülfsmittels sichtbar. In der Regel wird es von der Dottermasse so vollständig verhüllt, daß es erst eines Druckes bedarf, um es zur Anschauung zu bringen. Es erscheint beständig als ein wasserhelles kleines Bläschen (von $^1/_{50}'''$—$^1/_{70}'''$), das in der Regel etwas excentrisch gelegen ist, und (nach Wagner) zunächst von einer helleren, fast körnerlosen Dotterschicht umgeben wird. Der Keimfleck, der an der inneren Wand des Keimbläschens ansitzt, ist fast immer einfach und hat eine Größe von $^1/_{200}$—$^1/_{300}'''$. Barry beschreibt den Keimfleck (Philosoph. transact. 1840. p. 546 und 590, sowie neuerdings in Müller's Arch. 1850) als eine Zelle, die im Inneren kleinere Zellen mit neuen Keimen einschließe — ich gestehe aber offen, daß ich hiervon eben so wenig, wie Bischoff, mich überzeugen konnte. Mir erschien der Keimfleck der Säugethiere beständig (vgl. auch Valentin in Muller's Archiv 1836 S. 162) als eine circumscripte Masse von halbfester Beschaffenheit, die aus einer äußerst feinkörnigen Substanz bestand. Hier und da ließ sich auch wohl ein kleines Körnchen im Inneren deutlich unterscheiden, indessen möchte ich dasselbe nicht gerade als ein sogenanntes Kernkörperchen deuten, wie es Steinlin thut (Mittheilungen der Züricher naturforsch. Gesellschaft 1837. Nr. 10 u. 11).

Eine weitere Eigenthümlichkeit der Säugethiereier — wir werden uns später überzeugen, wie diese zum Theil durch die Kleinheit derselben bedingt wird —

---

[1]) Bischoff sah auch menschliche Eierstockseier, in denen der Dotter in zwei, ja ein Mal selbst in fünf verschieden große Theile zertheilt war. (Entwickelungsgesch. des Kaninchens S. 9.)

Digitized by Google

liegt in der Einbettung derselben in den sogenannten Graaf'schen Follikeln (folliculi Graafiani), die freilich eigentlich nichts Anderes darstellen, als die weiter entwickelten bläschenförmigen Drüsenbälge (ovisacs Barry), in denen die Eier entstanden. Diese Follikel erscheinen als kuglige Blasen von ziemlich ansehnlicher Größe — von 1 bis 8 Linien im Durchmesser, je nach der Größe der einzelnen Thiere —, die zerstreut im Stroma des Ovariums vorkommen und außer dem Ei noch eine helle Flüssigkeit enthalten, welche aus den reifen Follikeln nach dem Anstechen in einem Strahle hervorspringt. Die reifsten Graaf'schen Bläschen liegen beständig an der Oberfläche des Ovariums, wo sie als helle Flecke durch den Bauchfellüberzug hindurchschimmern, auch wohl buckelförmig mehr oder minder weit hervorragen. Ist das Stroma sehr schwach, so bilden dieselben hier und da sogar förmliche kugelförmige Anhänge der Eierstöcke, die durch Hülfe eines dünneren Stieles mit denselben zusammenhängen (so beim Maulwurf, namentlich aber beim Schnabelthiere). Sie gleichen dann den gestielten Eierstockseiern der Vögel in einem solchen Grade, daß man es in der That erklärlich findet, wie man zu einer Zeit, in der das wahre Ei der Säugethiere noch unbekannt war, diese Follikel mit ihrem Inhalte selbst als Eier betrachten konnte [1]).

Die Anzahl der größeren Graaf'schen Follikel im Eierstocke der Säugethiere ist in der Regel nicht sehr bedeutend. Der Eierstock des menschlichen Weibes enthält deren etwa 15—20, und diese stehen noch dazu auf einem verschiedenen Stadium der Entwickelung. Die Zahl der eigentlichen Drüsenfollikel, aus denen die Graaf'schen Bläschen allmälig hervorgehen, ist natürlich ungleich beträchtlicher. Barry (Philosoph. transact. 1838. P. II. p. 301) schätzt dieselbe bei den größeren Säugethieren auf mehrere Millionen.

Den Bau der Graaf'schen Follikel untersucht man am besten in den späteren Stadien der Entwickelung, in denen sich dieselben bei einiger Uebung und Vorsicht leicht aus ihrer Lagerstätte herausschälen lassen. Noch deutlicher als früher erscheinen sie dann als sphärische Bläschen, die eine durchscheinende helle Flüssigkeit einschließen und bei dem Reichthume der Blutgefäße, die in den Wandungen sich verästeln, einige Aehnlichkeit mit einem Albinoauge ohne Sclerotica haben. Mit Hülfe der Pincette oder des Messers läßt sich die Wandung in unbestimmt viele Schichten zerlegen, die von verfilzten hautartig zusammenhängenden Bindegewebsfasern gebildet sind. Die inneren Schichten enthalten ein zarteres Gewebe, auch zwischen den Fasern hier und da noch runde oder längliche Zellen (sogenannte geschwänzte Körperchen) und einen größeren Reichthum an Gefäßen. Daß man indessen ein besonderes äußeres und inneres Blatt in der Follikelwand unterscheiden könnte, wie namentlich von manchen englischen und französischen Forschern behauptet wird, davon habe ich mich niemals überzeugen können. Ebenso wenig gelang es mir, an der Innenfläche der Follikel jene structurlose Bekleidung aufzufinden, die hier nach mehreren Beobachtern vorkommen soll und auf einer früheren Bildungsstufe sich auch wirklich ohne besondere

---

[1]) So lehrte namentlich Regnerus de Graaf (de mulierum organis. Lugd. Batav. 1672), und zwar auf den Grund der wichtigen Entdeckung, daß bei jeder Befruchtung eine Anzahl von Follikeln — übereinstimmend mit der Zahl der Jungen — platze und ihren Inhalt entleere. Uebrigens fand diese Annahme niemals eine allgemeinere Verbreitung, da man sich bald überzeugen mußte, daß die befruchteten Säugethiereier im Anfang ihrer Entwickelung sehr viel kleiner waren, als die Bläschen des Eierstocks.

Digitized by Google

Schwierigkeiten nachweisen läßt. Auf die faserige Wand der Follikel folgt unmittelbar nach innen die sogenannte Körnerschicht (membrana granulosa), die eine Art Epithelium darstellt und bei vorsichtiger mehandlung bisweilen als eine zusammenhängende häutige Masse aus dem geöffneten Follikel hervortritt. Nach Art der Epithelien ist diese Membran beständig gefäßlos und ausschließlich aus Zellen zusammengesetzt, die eine Größe von $^1/_{200}$—$^1/_{300}$‴ haben und einen körnigen Inhalt einschließen. Die Flüssigkeit im Inneren des Graaf'schen Bläschens hat eine dünne eiweißartige Beschaffenheit. Sie ist klar, farblos wie Wasser, oder etwas gelblich tingirt.

Das Eichen liegt beständig an der hervorragendsten Stelle des Follikels, wo man es mitunter schon durch die äußeren Wandungen als einen weißlichen Fleck hindurchschimmern sieht. Es ist in die Körnerschicht eingelagert, wie das Keimbläschen des Vogeleies in die sogenannte Keimscheibe [1]), und von den Elementen derselben so vollständig umgeben, daß man diese sogar als eine besondere Eihülle (Tunica granulosa) beschreiben konnte [2]). Im Umkreis des Eies haften diese Zellen ziemlich fest, so daß man sie nur auf künstlichem Wege, durch Abspülen u. s. w., entfernen kann. Dasselbe gilt von denjenigen Zellen, die sich ringförmig in die übrige Membrana granulosa fortsetzen und den sogenannten Discus proligerus darstellen. So lange das Ei von diesen Zellen umgeben ist, hat es natürlich eine biconvexe, linsenförmige Gestalt, die aber nur auf Rechnung seiner äußeren Umhüllung kommt.

In einigen sehr seltenen Fällen enthält der Graaf'sche Follikel statt eines einzigen Eies deren zwei. So beobachtete es Bidder (Müller's Archiv 1842. S. 86) bei dem Kalbe, Bischoff (ebendas. 1843. Jahresber. S. 165) bei der Hündin.

Daß die Graaf'schen Follikel durch weitere Entwickelung aus den primordialen Drüsenbläschen des Ovariums hervorgehen, darüber kann nicht der geringste Zweifel obwalten. Man findet zwischen beiden die zahlreichsten und mannigfachsten Uebergänge. Der wesentlichste Unterschied der letzteren liegt — abgesehen von der geringeren Größe und der schwächeren Entwickelung der Wandungen — in der Abwesenheit der Flüssigkeit im Inneren.

Diese Primordialfollikel sind kleine runde Bläschen, Anfangs etwa von $^1/_{100}$‴ im Durchmesser. Sie bestehen nach Art der Drüsenschläuche aus einer äußeren structurlosen Hülle und einer Zellenschicht, welche dieselbe auskleidet und das Eichen, das verhältnißmäßig sehr groß ist, von allen Seiten einschließt. Die Bindegewebsfasern und Blutgefäße im Umkreis der Follikel lassen sich von dem Stroma des Eierstockes noch in keinerlei Weise unterscheiden.

Die Veränderungen, durch welche diese Eierstocksfollikel in die späteren Graaf'schen Bläschen sich verwandeln, sind im Ganzen leicht zu übersehen. Der Innenraum des Follikels füllt sich zuerst mit einer Flüssigkeit, die das Eichen an die vordere Wandung desselben andrängt. Während dasselbe hier durch die wuchernden Zellen der Drüsenschicht (membrana granulosa) befestigt wird, dehnt sich der Follikel aus. Er wächst und wird durch Zellgewebs-

---

[1]) v. Baer hielt das Säugethierei deshalb auch im Anfang, als sein Keimbläschen noch unbekannt war, für das morphologische Analogon des Keimbläschens im Vogelei, das hier aber physiologisch die Rolle des Eies übernommen habe.

[2]) So Barry (l. c. p. 320), nach dessen Darstellung diese Hülle durch besondere zarte band- oder zackenartige Fortsetzungen (retinacula) mit der eigentlichen Membrana granulosa in Verbindung stehen soll.

Digitized by Google

faſern umkapſelt, die allmälig eine förmliche neue Umhüllung bilden und ſchließlich die früher ſtructurloſe Wandung vollſtändig verdrängen.

Die Bildung der Eierſtocksfollikel fällt in eine ziemlich ſpäte Zeit des Entwickelungslebens. Bei dem Menſchen geſchieht ſie ungefähr zur Zeit der Geburt, bald etwas früher, bald auch etwas ſpäter, ſo daß der hiſtologiſche Bau der Eierſtöcke bei den Neugebornen mancherlei individuelle Verſchiedenheiten zeigt (vgl. Biſchoff, Entwickelungsgeſch. der Säugethiere und des Menſchen S. 368). Mitunter laſſen ſich in ihnen hier und da ſchon förmliche Graaf'ſche Bläschen mit Eiern unterſcheiden, wenn auch Größe und Entwickelung derſelben noch unvollſtändig iſt und weit geringer als zur Zeit der Geſchlechtsreife. Bei Hunden, Katzen, Kaninchen und anderen tritt die Bildung der Drüſenfollikel erſt eine längere Zeit nach der Geburt ein, während dagegen die Rinder und Schweine ſchon in einer verhältnißmäßig frühen Periode des Fötallebens deutliche Follikel in den Eierſtöcken enthalten. Die ſo frühe Lebenszeit iſt übrigens nicht die einzige, in der die Bildung der Eierſtocksbläschen und Eier vor ſich geht. Sie geſchieht auch bei älteren Thieren, ſelbſt ſolchen, die ſchon mehrere Male geboren haben, und zwar, wie es ſcheint, vornehmlich zur Zeit der Brunſt und ſo lange, als die Fruchtbarkeit anhält (Steinlin).

Bei der immenſen Anzahl, in der dieſe Elementarfollikel ſich bilden, gelangen dieſelben natürlich nicht alle zur vollſtändigen Entwickelung. Sehr viele vergehen, ohne zur Reife zu kommen (Barry), während andere dafür von Neuem entſtehen.

Die erſte Spur dieſer Follikel erſcheint in Form von kleinen rundlichen Zellenhaufen, die ſich in großer Menge zerſtreut [1]) im ganzen Eierſtocke bilden und ſich trotz ihrer Vereinigung und eigenthümlichen Gruppirung im Anfang nur wenig von den übrigen Bildungszellen des Stroma unterſcheiden. Durch die Entwickelung einer äußeren ſtructurloſen Hülle tritt der Follikel ziemlich ſchnell ſodann in eine zweite Phaſe ſeiner Bildungsgeſchichte. Ob dieſe Hülle durch Verſchmelzung der peripheriſchen Zellen entſteht, wie Biſchoff will, oder eine Neubildung iſt — vielleicht, wie Steinlin es wahrſcheinlich findet, ein eigenthümliches Secretionsproduct der eingeſchloſſenen Zellen —, wage ich mit Beſtimmtheit nicht zu entſcheiden. Nach Allem aber, was ich bei Säugethieren und noch beſtimmter bei Vögeln und Amphibien über die Bildung der Follikel beobachtet habe, möchte ich mich mehr zu der letzteren Annahme hinneigen.

Während der Follikel nun allmälig wächſt, umlagert er ſich äußerlich mit einigen Zellgewebsfaſern, die aus der Metamorphoſe der anliegenden Zellen hervorgehen. Inzwiſchen iſt auch im Inneren des Follikels eine weitere Bildung vor ſich gegangen. Es iſt hier ein helles ſphäriſches Bläschen entſtanden, das einen Kern enthält und ſich um ſo deutlicher wahrnehmen läßt, als der ganze Follikel durch Aufnahme von Flüſſigkeit allmälig viel durchſichtiger geworden iſt. Dieſes

[1]) Valentin (Entwickelungsgeſchichte S. 389 und Müller's Archiv 1838 S. 529) läßt die Follikel reihenweiſe in beſondere Röhren ſich bilden, die — den Samencanälchen der Hoden entſprechend — aus einer ſtructurloſen, innen mit Epithelialzellen ausgekleideten Membran beſtehen und von der Oberfläche des Eierſtockes nach dem Mittelpunkte convergiren ſollten. Indeſſen iſt es weder Biſchoff, noch Steinlin gelungen, dieſe Röhrchen aufzufinden. Ich ſelbſt bin nicht glücklicher geweſen, obgleich ich mehrmals die Eierſtöcke von jungen Schweinsembryonen, an denen Valentin ſeine Beobachtungen angeſtellt hat, unterſucht habe.

Digitized by Google

Bläschen liegt im Centrum des Follikels und ist das spätere Keimbläschen, dessen Präexistenz vor den übrigen Eitheilen schon Barry ganz richtig erkannt hat [1]).

Bald nach der ersten Bildung umgiebt sich das Keimbläschen mit einigen Fettkörnchen, die sich aus dem flüssigen Inhalt des Follikels niederschlagen und an Zahl allmälig zunehmen. Durch eine zähe Masse zusammengehalten, bilden dieselben einen Hof im Umkreis des Keimbläschens, den Dotter, der sich erst später durch die Bildung der Dotterhaut nach außen abschließt. Im Anfang ist diese Haut sehr zart und leicht zerreißlich. Die Dicke und Elasticität, die bei dem ausgebildeten Ei so auffallend ist, erhält sie erst im Laufe der späteren Zeit.

Mit der Bildung der Zona ist die histologische Entwickelung des Eies vollendet. Die weiteren Veränderungen beschränken sich im Wesentlichen auf die Vergrößerung der Dottermasse, die natürlich von einer beständigen Volumzunahme des Eies begleitet wird. Ganz anders verhält es sich dagegen mit dem Drüsenbläschen, das sich erst jetzt, nach der Bildung des Eies, durch eine Reihe eigenthümlicher Veränderungen, die wir schon oben kennen gelernt haben, in ein Graaf'sches Bläschen verwandelt.

Vögel.

Im Gegensatze zu den Eiern der Säugethiere zeichnen sich die der Vögel durch eine sehr beträchtliche Größe aus, durch eine Eigenthümlichkeit, die sich physiologisch hinreichend begreifen läßt, sobald man nur berücksichtigt, daß die Vögel, als eierlegende Thiere, keine Gelegenheit haben, nach Art der lebendiggebärenden Säugethiere, ihre Nachkommen während der Entwickelung mit einer fortwährenden Zufuhr von Bildungsmaterial zu versorgen. Den Bedürfnissen der Jungen muß unter solchen Verhältnissen durch eine reichliche Ausstattung der Eier Genüge geschehen, durch eine Größe des Dotters, deren Schwankungen sich im Allgemeinen nach dem Körpervolumen richten. Die größten Vögel produciren die größten Eier, und umgekehrt. Bei dem Strauße messen die ausgebildeten Eierstockseier mehrere Zolle im Durchmesser, bei den Colibris vielleicht weniger als eine Linie.

Die Dotterhaut, die das reife Eierstocksei (über das Vogelei vgl. namentlich von Baer, Entwickelungsgeschichte Bd. II. S. 10; Purkinje, Symbolae ad ovi avium histor. ante incubat. Lipz. 1830; Schwann, mikroskopische Untersuchungen S. 55; Coste, hist. génér. et particul. du développem. p. 91; H. Meckel in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. III. S. 420) umgiebt, besitzt eine ansehnliche Dicke und Elasticität, ist aber eben so structurlos, wie die Zona pellucida der Säugethiere. Bei den größeren Vögeln läßt sie sich freilich durch eine künstliche Behandlung in einige über einander gelegene Schichten trennen, allein das wird man eben so wenig, wie das körnige Aussehen z. B. im Hühnerei, als Beweis einer wei-

---

[1]) Nach Steinlin soll die Bildung desselben sogar der äußeren Kapselhaut vorausgehen. Von Anfang an soll es gewissermaßen als Kern der primitiven Zellengruppe vorhanden sein. Indessen scheint mir diese Behauptung um so gewagter, als Steinlin selbst angiebt, daß das Keimbläschen sich zuerst in Nichts von den übrigen Zellen unterscheide. (Vor dem oben erwähnten Stadium konnte ich das Keimbläschen beim Kaninchen eben so wenig entdecken, als Bischoff. Bei Vögeln u. a. habe ich mich überdies mit Entschiedenheit überzeugt, daß die Bildung desselben erst nach der vollständigen Entwickelung der Follikel erfolgt.)

Digitized by Google

teren histologischen Zusammensetzung betrachten dürfen. Der Dotter des reifen Vogeleies hat bekanntlich eine intensive gelbe Färbung und eine undurchsichtige Beschaffenheit. Er erfüllt den ganzen inneren Raum der Dotterhaut und läßt an einer Stelle das Keimbläschen — das in die sogenannte Keimscheibe oder Narbe (cicatricula s. discus proligerus) eingebettet, dicht unter der äußeren Hülle gelegen ist — als einen hellen Fleck hindurchschimmern. Selbst in den Eiern der kleinsten Vögel ist dieses Bläschen mit bloßem Auge sichtbar.

Um die Bildung des Dotters im reifen Vogelei näher zu untersuchen, muß man denselben durch einen Schnitt, der am besten nach vorausgegangener Erhärtung in Weingeist oder kochendem Wasser senkrecht durch die Mitte der Keimscheibe geführt wird, in zwei Hälften theilen. Dann sieht man deutlich, daß der centrale Theil der Dotterkugel (die sogenannte Dotterhöhle, latebra Purk.) mit einer helleren milchigen Masse erfüllt ist, die aber nicht an allen Seiten ganz gleichmäßig von der gelben Dottersubstanz umgeben wird, also nicht sphärisch ist, sondern unter der Keimschicht canalförmig bis zum Keimbläschen emporsteigt und dadurch eine flaschenförmige Gestalt annimmt. Im Umkreis dieser Masse sieht man noch einige (3—4) dünne Schichten derselben weißen Dottersubstanz, die, durch ziemlich gleichmäßige Abstände von einander getrennt, in concentrischer Anordnung den Dotter durchsetzen und die flaschenförmige Gestalt des Innenraumes wiederholen. Die oberen Ausläufer dieser Schichten erscheinen als helle Streifen, die ringförmig die Keimscheibe umgeben (als sogenannte Halones) und besonders deutlich bei der Bebrütung hervortreten.

Mit dieser eigenthümlichen Anordnung des Dotters hat man es häufig in Verbindung gebracht, daß das Keimbläschen (später auch der Embryo, der an der Stelle des Keimbläschens mitten auf der Keimscheibe sich bildet) bei freier Beweglichkeit des Dotters in jeder Lage nach oben gekehrt ist. Und in der That ist eine Beziehung dieser beiden Verhältnisse ganz unverkennbar. Jene Lage folgt daraus, daß die weiße Dottersubstanz leichter [1]) ist, als die gelbe. Denken wir uns eine hölzerne oder metallene Kugel mit einem Bohrloche, das bis auf den Mittelpunkt reicht und von einer leichteren Substanz erfüllt ist, so wird dieselbe in der Ruhe das Bohrloch beständig nach oben kehren.

Histologisch besteht der Dotter des Vogeleies, wie wir schon früher hervorgehoben haben, seiner Hauptmasse nach aus zarten, ziemlich großen Bläschen, die sich auf einer früheren Entwickelungsstufe ganz deutlich als gekernte Zellen erweisen [2]). Nur in der unmittelbaren Nähe des Keimbläschens ist die Beschaffenheit des Dotters eine andere. Hier sieht man im Centrum der sogenannten Keimscheibe eine zähe eiweißartige Substanz, die der Bläschen entbehrt und eine körnige Beschaffenheit hat. Gegen den übrigen Dotter

---

[1]) Wäre sie schwerer, wie Purkinje (l. c. p. 8) behauptet, so müßte ihr Schwerpunkt bis unter den Mittelpunkt des Dotters hinabgerückt sein, was allem Anschein widerspricht. Ich habe Eier untersucht, in denen das untere Ende des weißen Dotters nicht einmal bis zum Mittelpunkt des Eies reichte, und doch hatte das Keimbläschen seine gewöhnliche Lage.

[2]) Obgleich diese Bläschen bei der Untersuchung auf dem Objectträger vollkommen sphärisch erscheinen, so scheinen sie sich doch in ihrer natürlichen Lage im Dotter polygonal gegen einander abzuplatten. Im erhärteten (gekochten) Dotter behalten sie diese Form und erscheinen dann, wie schon Purkinje beobachtet hat, als krystallähnliche Körperchen.

Digitized by Google

tritt diese Substanz (die man vielleicht als Dotterhof des Keimbläschens, zona vitellina, bezeichnen könnte) an Masse aber so zurück, daß man sie leicht übersieht. In der That sind auch Coste und Meckel die Ersten gewesen, die sie als einen besonderen Dottertheil (cumulus Coste) erkannt haben.

Die bläschenförmigen Zellen des übrigen Dotters zeigen (vergl. besonders Schwann und Meckel ll. cc.) je nach ihrer Lage mancherlei Verschiedenheiten in Größe und Inhalt. Die Zellen des centralen weißen Dotters sind kleiner und im Inneren statt des Kernes mit einem einfachen sphärischen Fetttropfen versehen, der eine ziemliche Consistenz hat und beim Zerquetschen einen strahligen Bruch zeigt. Der übrige Inhalt ist klar und farblos, ohne körperliche Elemente. In der peripherischen gelben Masse des Dotters sind die Zellen nicht bloß größer, sondern auch gleichmäßig mit einem feinkörnigen Inhalte erfüllt. Uebrigens giebt es zwischen diesen Formen mancherlei Uebergänge, namentlich an der Gränze zwischen weißem und gelbem Dotter. Hier finden sich Zellen, die statt eines einfachen Fetttropfens im Inneren eine größere Anzahl kleinerer Tröpfchen enthalten, bei denen diese Tröpfchen bald im Centrum zusammengehäuft sind, bald durch den ganzen Innenraum sich vertheilen. Durch fortwährende Verkleinerung und Auftreten einer feinkörnigen Zwischensubstanz entstehen dann allmälig die genuinen Elemente des gelben Dotters.

Die äußerste Peripherie des Dotters besteht aus einer fast membranenartig zusammenhängenden Zellenlage, welche die Innenfläche der Dotterhaut in ganzer Ausdehnung bekleidet. Die obere Schicht dieser Zellenlage geht sogar continuirlich über das Keimbläschen hinweg, während die untere sich ohne Weiteres in die Keimscheibe fortsetzt. Histologisch entfernen sich übrigens die Zellen dieser Dotterschichten in mehrfacher Beziehung von den bisher beschriebenen Formen. Sie sind namentlich kleiner als die eigentlichen Dotterzellen und mit einem deutlichen Kerne versehen, so daß man sie fast als Epithelialzellen des Dotters betrachten könnte.

Das große und wandständige Keimbläschen, das zunächst, wie wir gesehen haben, in die Narbe eingebettet ist, erscheint als ein wasserhelles Bläschen mit einem Keimflecke, der einem feinkörnigen, oft sehr zarten Wölkchen gleicht und einige größere Molekule einschließt [1]).

Die Drüsenfollikel des Ovariums, in denen die Eier entstehen und bis zur völligen Reife verbleiben [2]), sind geschlossene Bläschen, die, wie bei den Säugethieren, eine äußere structurlose Membran und eine innere epitheliumartige Zellenlage erkennen lassen, aber beständig ihre primitive Bildung behalten. Die Veränderungen derselben beschränken sich — abgesehen von einem fortwährenden Wachsthum — darauf, daß sich allmälig eine dünne Zellgewebsschicht auf die äußere structurlose Hülle des Follikels ablagert, um die Stärke und Haltbarkeit seiner Wandungen zu vermehren.

Im Anfang liegen diese Drüsenfollikel in der Substanz des Eierstockes

---

[1]) Wenn Coste behauptet, daß der Keimfleck der Vögel ein Artefact sei und beständig erst einige Zeit nach dem Tode durch Gerinnung entstehe (l. c. p. 54), so muß ich dem widersprechen. Ich habe (bei dem Huhn, dem Sperling, der Goldammer, Meise u. a.) die allmälige Bildung desselben während der Entwickelung des Eies ganz deutlich verfolgen können.

[2]) Eine Verwachsung der Dotterhaut mit den Elementen des Follikels oder wohl gar mit denen des Stroma, von der einige Physiologen sprechen, findet niemals statt. Das Ei liegt beständig frei in seinem Follikel.

Digitized by Google

vergraben. Allmälig aber, wenn das Ei im Inneren wächst, erheben sie sich nach außen und geben dann der Oberfläche des Ovariums ein ungleichförmiges, hügeliges Aussehen. Bei zunehmender Vergrößerung werden die einzelnen Auftreibungen immer ansehnlicher, bis sie zuletzt in förmliche gestielte Beeren auswachsen, die durch Zahl und Gruppirung die bekannte Traubenform des reifen Vogeleierstockes bedingen.

In den kapselartigen Wandungen dieser Anhänge verlaufen einige ansehnliche Gefäße, die durch den Stiel hineintreten und mit ihren Verästelungen ein reiches Gefäßnetz bilden, wie wir es auch bei den Säugethieren vorgefunden haben. Dieser Gefäßreichthum entspricht begreiflicher Weise den physiologischen Anforderungen der Eibildung, besonders der Abscheidung des Dotters. Er ist denn auch deshalb bei den Eiern der größeren Vögel ungleich bedeutender, als bei denen der kleineren Arten [1]). Nur an dem äußersten Segmente der Eierkapsel (theca) bleibt beständig eine gefäßlose, dünne Stelle, die sogenannte Narbe (stigma), die bei dem späteren Austritt des Eies einreißt und schon frühe, lange vor der vollständigen Ausbildung des Dotters, sich bemerkbar macht. Die Gestalt dieser Narbe ist gewöhnlich halbmondförmig, mitunter aber auch dreizipflig.

Die Entwickelung der Vogeleier dauert bis zur völligen Reife eine lange Zeit, mehrere Jahre, wie bei den Säugethieren. So kann man wenigstens daraus erschließen, daß im Frühjahre, bei Beginn der Brunst, der Eierstock der Vögel nicht bloß eine sehr beträchtliche Menge reifer und halbreifer Eier enthält, mehr, als überhaupt im Laufe des Jahres gelegt werden, sondern daneben auch noch eine Unzahl von mikroskopischen Follikeln und Eikeimen auf den verschiedensten Stadien der Entwickelung.

Bei der geringen Stärke des Stroma ist die Bildungsgeschichte der Eier bei den Vögeln weit deutlicher und bestimmter zu verfolgen, als bei den Säugethieren. Ich empfehle zu diesem Zwecke namentlich die Goldammer, bei welchen sich nicht bloß die Follikel schon außerordentlich früh, sobald sie überhaupt nur angelegt sind, isoliren lassen, sondern auch längere Zeit hindurch hell und durchsichtig bleiben, während sie sich bei der Meise, dem Sperling u. a. bald nach ihrer Entstehung mit Fettkörnern füllen, die dem forschenden Auge natürlich die inneren Vorgänge entziehen.

Die Bildung des Follikels geht auf ganz dieselbe Weise vor sich, wie bei den Säugethieren. Anfangs besteht derselbe aus einem circumscripten Zellenhaufen, der ziemlich bald durch eine äußere homogene Hülle sich abschließt und dann die bekannte Elementarform der Drüsenbläschen in den Ovarien der Wirbelthiere darbietet. Daß dieses durch eine Neubildung, durch Umlagerung des primitiven Zellenhaufens, nicht durch Metamorphose der peripherischen Zellenschichten geschieht, glaube ich (wiederum bei dem Goldammer) ganz deutlich beobachtet zu haben.

Sobald der Drüsenfollikel durch die Abscheidung einer Flüssigkeit im Inneren etwas aufgehellt ist, erkennt man hier ein zartes Bläschen, das die

---

[1]) Ein Ei, doppelt so groß als ein anderes, enthält acht Mal so viel Masse, würde also, wenn es in derselben Zeit sich bilden soll, bei gleichem Gefäßreichthum der Kapsel eine acht Mal größere Secretionsfläche voraussetzen. Da diese aber, der Kugelform des Eies sich anpassend, weit hinter einer solchen Größe zurückbleibt, so muß durch Vermehrung des Gefäßreichthums der Unterschied ausgeglichen werden (wenn nicht auf andere Weise, durch Faltenbildung, wie es bei einigen Rochen vorkommt, für die Flächenvergrößerung gesorgt ist).

Digitized by Google

erste Spur des späteren Eies darstellt und, wie bei den Säugethieren, das Keimbläschen ist [1]). Der Inhalt dieses Bläschens ist Anfangs ganz homogen und wasserhell, läßt aber sehr bald einige kleine Körnchen erkennen, die an Zahl allmälig zunehmen und von einer gemeinsamen zähen Bindesubstanz zu einem rundlichen Wölkchen, dem Keimfleck, vereinigt werden. Inzwischen hat auch schon die erste Bildung des Dotters begonnen. Der eiweißartige Inhalt des Follikels hat sich im Umkreis des Keimbläschens zu einem Hofe niedergeschlagen, der ziemlich bald seine anfängliche helle Beschaffenheit durch zahlreiche kleine Fettkörner, die in ihm entstehen, verliert und nach und nach bis zu einem Durchmesser von etwa $^1/_6$''' heranwächst.

Bis hierher erinnern die Vorgänge der Eibildung bei den Vögeln so auffallend an die Entwickelungsgeschichte des Säugethiereies, daß man vermuthen sollte, es würde sich nun auch bei den ersteren ohne Weiteres um diesen primitiven Dotter die Dotterhaut ablagern. Aber mit Nichten. Die Ausscheidung der Dotterhaut erfolgt erst später, nachdem der primitive körnige Dotter sich durch Umlagerung mit neuen weiter organisirten (zelligen) Dotterschichten in den späteren Dotterhof verwandelt hat. Freilich giebt Meckel an (a. a. O. S. 422), daß der körnige Dotter des Vogeleies sich wirklich ebenso, wie der der Säugethiere, durch eine homogene schleimige Zona, die nachher wiederum aufgelöst werde, gegen außen abgrenze, allein ich muß offen gestehen, daß ich vergebens versucht habe, dieselbe (bei dem Ammer, der Meise, dem Sperling, Huhn) zu irgend einer Zeit, früher oder später, darzustellen oder nur zur Anschauung zu bringen. Allerdings existirt eine scharfe Grenze zwischen diesem primitiven Dotter und der späteren Zellenmasse, aber sie resultirt nicht aus der Anwesenheit einer besonderen Membran, sondern nur aus der eigenthümlichen zähen Beschaffenheit des Bindemittels, der primitiven Dotterflüssigkeit. So überzeugt man sich durch Druck, Zerreißen, Zusatz von Wasser u. s. w. auf das Deutlichste.

Erst wenn dieser primitive Dotter vollständig ausgebildet ist, wenn der ganze Follikel bereits eine ansehnliche Größe erreicht hat, erst dann beginnt die Ablagerung der Dotterzellen, die an der Innenfläche der Drüsenwand entstehen und schichtenweis an den körnigen Dotter sich anlegen. Die Bildung und Ablagerung dieser Zellen erfolgt aber nicht im ganzen Umfang der Follicularwand, sondern nur an einer bestimmten Stelle, und so kommt es denn, daß der primitive Dotter mit dem Keimbläschen allmälig eine excentrische Lage annimmt und schließlich zu einem völlig peripherischen Gebilde wird [2]).

Im Anfang sind diese Zellen mit einem sehr deutlichen Kerne [3]) versehen, der alle charakteristischen Merkmale eines Zellenkernes darbietet, sich aber allmälig in eine fettige Masse mit scharfen Rändern verwandelt und,

---

[1]) Wittich (Müller's Arch. 1849. S. 119. Anm.) läßt den Drüsenfollikel erst um das im Wesentlichen bereits fertige Ei sich ablagern — was ich entschieden in Abrede stellen muß. Meine Untersuchungen stimmen in dieser Beziehung mit den Angaben von Barry überein. Vgl. Philos. Transact. 1838. T. II. p. 311. Bei Follikeln von $^1/_{100}$''' im Durchmesser konnte ich das Keimbläschen noch nicht auffinden.

[2]) Nach Coste (l. c.), der irrthümlicher Weise hier, wie überall, von den Eitheilen zuerst die Dotterhaut entstehen läßt, soll die Bildung der Dotterzellen erst dann vor sich gehen, nachdem bereits die innere epitheliumartige Zellenschicht der Dotterhaut vorhanden ist. Die spätere wandständige Lage des Keimbläschens und Dotterhofes soll durch den Zusammenhang mit dieser Schicht bedingt sein.

[3]) Die Genese dieser Zellen ist schwer zu beobachten. Doch schien es mir, als wenn die Kerne zuerst entständen, wie es auch Schwann und Coste vermuthen.

Digitized by Google

wie die ganze Zelle, an Größe zunimmt. Auf solche Weise werden diese Zellen zu den genuinen Bläschen der späteren Dotterhöhle [1]), die zuerst entstehen und deutlich bereits zu einer Zeit sich erkennen lassen, in der die peripherischen gelben Schichten des Dotters nicht fehlen. Daher kommt es denn auch, daß die Eierstockseier bis zu einer gewissen ziemlich ansehnlichen Größe nicht gelb aussehen, wie im ausgebildeten Zustande, sondern schmutzig weiß, wie die centrale Dottermasse des fertigen Eies.

Noch bevor aber diese centrale Dottermasse ihre spätere Größe erreicht hat, bildet sich unter der Drüsenschicht des Follikels die structurlose Dotterhaut, die das ganze Ei mit allen seinen Theilen, den weißen zelligen Dotter, das Keimbläschen und den körnigen Dotterhof, einschließt. Nachdem diese Haut schon längere Zeit vorhanden war, entsteht die erste gelbe Dotterschicht, und zwar aus Elementen, die sich Anfangs von den übrigen Dotterzellen in Nichts unterscheiden, später aber ihren Kern verlieren und mit einer körnigen Fettmasse sich anfüllen. Die weitere Ablagerung des gelben Dotters geht im Wesentlichen ebenso vor sich, wie die des weißen. Sie geschieht schichtenweis von innen nach außen und zwar mit einer gewissen Periodicität, die man auch in dem ausgebildeten Ei noch oftmals an den eingelagerten helleren Lamellen erkennen kann. Der weiße Dotterkern wird durch diese späteren Ablagerungen allmälig eingeschlossen, aber so, daß die vordere Fläche des wandständigen Keimbläschens beständig frei bleibt. Er verliert seine frühere sphärische Gestalt und wird allmälig durch Einschnürung unter dem Keimbläschen flaschenförmig, wie wir es oben beschrieben haben.

Amphibien.

In der Classe der Amphibien haben wir nach Bau und Bildung der Eierstockseier dieselben zwei Gruppen zu unterscheiden, die durch Organisation und Entwickelung auch sonst so vielfach unter sich differiren, die beschuppten und die nackten Amphibien. Die ersteren, die sogenannten Reptilien, schließen sich an die Vögel an. Ihre Eier sind groß, mit wandständigem Keimbläschen und zelligem Dotter. Das Keimbläschen liegt, wie bei den Vögeln, in einem körnigen Dotterhof, der den centralen Theil der sogenannten Keimscheibe darstellt. Ebenso ist die Innenfläche der structurlosen derben Dotterhaut epitheliumartig von einer Zellenlage ausgekleidet, deren untere Schicht in die Peripherie der Keimscheibe sich fortsetzt, so daß es den Anschein hat, als ob diese nur durch eine Verdickung jener Zellenlage gebildet würde.

Die Verschiedenheiten von den Vogeleiern beschränken sich auf einige untergeordnete Verhältnisse, auf die Bildung des Keimfleckes und die histologische Beschaffenheit der Dotterzellen. Was ersteren betrifft, so ist derselbe Anfangs allerdings einfach, aber später bilden sich gewöhnlich noch mehrere andere accessorische Keimflecke, die sich schließlich von dem primitiven Flecke in Nichts mehr unterscheiden. Bei den Schildkröten wächst die Zahl dieser Gebilde nicht selten bis auf 200, von denen dann (vgl. Rathke, Entwickelungsgesch. der Schildkröten S. 6) die größten etwa $^1/_{200}$ Linie messen, während die kleinsten als Molekularkörperchen erscheinen. Man möchte fast vermuthen, daß diese Flecke nicht etwa einzeln dem einfachen Keimflecke der

[1]) Meckel läßt diese Bläschen durch Erweichung aus den peripherischen hervorgehen. A. a. O. S. 426.

Digitized by

Vögel u. s. w. entsprächen, sondern vielmehr den größeren Körperchen, die Anfangs (wie wir es bei den Vögeln beobachtet haben) isolirt sich bilden und erst später durch eine gemeinschaftliche zähe Substanz zu einem circumscripten Flecke zusammentreten.

Der zellige Dotter ist ohne Unterschied zwischen centraler und peripherischer Substanz. Seine ganze Masse ist gleichmäßig gefärbt, aber heller, als bei den Vögeln, fast so hell wie der Inhalt der sogenannten Dotterhöhle. Auch histologisch schließt sich die Dottermasse der Reptilien an diesen weißen Dotter an. Die Dotterzellen sind helle Bläschen, mit einem einfachen oder mehrfachen ziemlich großen Fettkörperchen im Inneren, der mehr oder weniger fest zu sein scheint und bei den Schildkröten sogar eine eckige Form hat. Dazwischen kommen übrigens auch zahlreiche freie Fetttropfen vor. Trotz dieser gleichmäßigen Bildung des Dotters ist auch in den Eiern der Reptilien das Keimbläschen beständig nach oben gekehrt, ein Umstand, der uns zu dem Schlusse berechtigt, daß das Fett, von dessen Anhäufung vornehmlich das Gewicht des Dotters bestimmt wird, über die obere und untere Hälfte der Dotterkugel ungleich vertheilt sei.

Die Entwickelung des Eies bei den Reptilien stimmt mit der Entwickelung des Vogeleies vollständig überein, wie man schon aus der Zusammensetzung derselben von vornherein entnehmen kann. Ich habe sie bei Lacerta crocea und Coluber laevis verfolgt und mich namentlich davon überzeugt, daß der primitive Dotter (der spätere Dotterhof) auch hier, gleich dem Dotter des Säugethiereies, aller zelligen Elemente entbehrt, sich aber eben so wenig, wie bei den Vögeln, jemals mit einer besonderen Haut umkleidet. Die Grenzen dieses primitiven Dotters sind hier sogar weit weniger scharf, als wir es oben bei den Vögeln vorgefunden haben. Die Dotterhaut entsteht erst spät, nachdem bereits die centralen Zellenschichten des Dotters gebildet sind.

Die Eier der nackten Amphibien zeigen, wie wir schon oben angedeutet haben, manche auffallende Verschiedenheiten. Sie sind nicht bloß sehr viel kleiner, höchstens 1‴ groß, sondern auch histologisch abweichend gebauet, ohne Dotterzellen und wandständiges Keimbläschen. Die Hauptmasse des Dotters besteht aus eigenthümlich geformten ziemlich festen Täfelchen, die häufig als Stearintäfelchen bezeichnet werden und damit auch wirklich eine große Aehnlichkeit besitzen, obgleich wir nach den mikrochemischen Untersuchungen von Virchow (Ztschr. für wissenschaftl. Zool. IV. S. 236) nicht länger daran zweifeln können, daß sie nur mit Unrecht diesen Namen tragen. Sie sind so fest, daß sie bei Anwendung eines Druckes wie die Fettkörner in den centralen Dotterzellen des Vogeleies zerklüften [1]). Zwischen diesen Täfelchen finden sich sehr zahlreiche größere und kleinere Molekularkörnchen, die durch Apposition allmälig in dieselben übergehen, wie man aus den zahlreichen Zwischenformen entnehmen kann. Bei Rana temporaria sind die oberflächlichen Schichten der Dottermasse bis auf eine kleine circumscripte Stelle durch ein dunkles Pigment gefärbt, ohne sonst jedoch eine abweichende histologische Beschaffenheit zu besitzen [2]).

---

[1]) Ueber die physikal. Eigenschaften dieser sonderbaren Körperchen vgl. man außer Virchow besonders J. Müller, über den glatten Hai des Aristoteles 1842. S. 36.

[2]) Es ist deshalb auch unzulässig, diese verschieden gefärbten Schichten, wie man es wohl gethan hat, mit besonderen Namen zu bezeichnen, oder sie gar mit gewissen

Digitized by Google

Das Keimbläschen hat eine ziemlich stark excentrische Lage und ist (wie man besonders deutlich in den unentwickelten kleineren Eiern wahrnimmt) zunächst von einem feinkörnigen Dotterhofe umgeben. Seine Größe ist ziemlich ansehnlich, beim Frosch etwa $^1/_3$‴. In der Regel ist es im ausgebildeten Zustand etwas abgeplattet, hier und da selbst (Alytes) mit ausgebuchteten, zackigen Rändern (C. Vogt, Entwickelungsgesch. der Geburtshelferskröte S. 2). Die Keimflecke sind wandständig und immer in sehr großer Anzahl vorhanden bis ($^1/_{200}$‴ groß), hell und bläschenartig, ohne deswegen jedoch eine zellige Bildung zu besitzen. Je jünger das Ei ist, desto geringer ist ihre Menge, desto kleiner ihr Durchmesser.

Die Dotterhaut ist dünn und structurlos, weit zarter, als in den höheren Wirbelthierclassen. Aeußerlich trägt sie, so lange das Ei an seiner Bildungsstätte verharrt, einen Zellenüberzug, der sich bei näherer Untersuchung als die Epithelialschicht des zarthäutigen Drüsenfollikels erweist, in dem sich das Ei gebildet hat.

Im Wesentlichen geschieht diese Bildung übrigens auf dieselbe Weise, wie bei den vorher betrachteten Wirbelthieren. Zuerst entsteht das Keimbläschen (was ich bei dem Frosch mit Bestimmtheit beobachtet habe), im Anfang nur mit einigen sehr wenigen Keimflecken. Ich zählte deren in Keimbläschen von etwa $^1/_{80}$‴ abwechselnd 9, 5, 4, 3, 2, die oftmals eine verschiedene Größe besaßen. Im Umkreis des Keimbläschens lagert sich sodann eine eiweißartige Masse ab[1]), wie bei den Vögeln und Säugethieren, die allmälig größer wird, in ihrem peripherischen Theile jedoch eine viel geringere Consistenz zeigt, als in unmittelbarer Nähe des Bläschens. In diesem peripherischen Theile geht die Bildung der Dotterkörner vor sich, die Anfangs als punktförmige kleine Molekularkörperchen erscheinen und erst ziemlich spät ihre vollständige Entwickelung erreichen. Schon V. Carus (Zeitschr. für wissenschaftl. Zoolog. Th. II. S. 103) und Ecker (Icones physiol. Ed. II. Tab. XXIII) haben darauf aufmerksam gemacht, daß diese Dotterkörperchen beim Frosch im Anfang einen kugligen Haufen darstellen, der seitwärts neben dem Keimbläschen gelegen ist, später aber allmälig verschwindet, indem sich von demselben eine Körnerschicht nach der anderen ablöst und der Dotterflüssigkeit beimischt. Uebrigens zeigt dieser Haufen (Dotterkern Carus) mancherlei Unregelmäßigkeiten. Oftmals hat er eine halbmondförmige Gestalt, statt einer kugligen. In anderen Fällen erscheint er weniger compact, als eine wolkige Masse ohne scharfe Contouren. Nicht selten habe ich ihn auch gänzlich vermißt und dann geschieht die Bildung der Dotterkörner ziemlich gleichmäßig im ganzen Umfang des primitiven Dotters. Die Dotterhaut scheint erst ziemlich spät zu entstehen, erst dann, wenn bereits die Dotterkörner vorhanden sind. Bei den jüngsten Eiern fehlt sie, wie auch Cramer (Müller's Arch. 1848 S. 20) angiebt.

Theilen des Vogeleies (Keimscheibe, Dotterkern u. s. w.) zu vergleichen. — Auffallend ist es, daß der helle Fleck der Froscheier in der Ruhe beständig nach unten gekehrt ist, ein Umstand, der auf eine ungleiche Gewichtsvertheilung im Dotter zurückschließen läßt. Die schwarze Dotterschicht wird voraussichtlich (wie der Inhalt der sogenannten Centralhöhle bei dem Vogeldotter) von geringerem specifischen Gewicht sein.

[1]) Offenbar sind es die Contouren dieses primitiven Dotters, die hier, wie auch bei vielen anderen Thieren, von früheren Beobachtern für die Dotterhaut gehalten sind (so von Wagner, der schon bei Froscheiern von $^1/_{50}$‴ eine zarte Dotterhaut beobachtet haben will).

Digitized by Google

Ueber die Bildung der Eifollikel bin ich im Unklaren geblieben. Es ist mir niemals gelungen, einen Follikel ohne Ei oder Keimbläschen zu entdecken. Die kleinsten, die ich sah, maßen ungefähr $^1/_{70}$‴. Sie bestanden aus einer zarten structurlosen Membran, auf deren innerer Fläche einige wenige, durch Zwischenräume von einander getrennte Zellen aufsaßen. Erst später, wenn die Follikel in die innere Höhle des sackförmigen Eierstockes hineinragen, sind sie von Zellgewebsfasern und Blutgefäßen umsponnen, die freilich sehr viel spärlicher bleiben, als bei den Vögeln und beschuppten Amphibien, sonst aber mitsammt dem primitiven Follikel ebenfalls eine becher- oder beerenförmige Umhüllung des Eies darstellen.

Fische.

Auch bei den Fischen haben wir, wie bei den Amphibien, nach der Bildung der Eier zwei Gruppen zu unterscheiden, die Plagiostomen oder höheren Knorpelfische auf der einen und die übrigen Arten mit den Knochenfischen auf der anderen Seite.

Die Knochenfische schließen sich eben so wohl durch Kleinheit der Eier, geringe Dotterentwickelung und Bildung des Keimbläschens, als auch durch die zarte Beschaffenheit der Eikapsel und Schwäche des Stroma im Eierstock an die nackten Amphibien an. Was sie vornehmlich auszeichnet, ist der Besitz einer besonderen festen Eischale (chorion), die sich schon in den Follikeln um die primitive Dotterhaut ablagert und gewöhnlich eine zierliche, von regelmäßig gruppirten Körnern oder Spitzen herrührende Zeichnung darbietet. In der Regel liegt dieses Chorion so dicht auf der eigentlichen Dotterhaut, daß letztere nur schwer wahrzunehmen ist [1]). Um sie zu untersuchen, muß man sich an unvollständig entwickelte Eier halten, die des Chorions noch entbehren. Dann kann man sich aber überzeugen, daß dieselbe durch Structurlosigkeit u. s. w. mit der Dotterhaut der übrigen Thiere übereinstimmt. Der Dotter der Knochenfische ist gewöhnlich (ausgenommen sind unter den einheimischen Fischen die größeren Lachsarten) außerordentlich blaß und eiweißartig, indem die Menge der Dotterkörperchen gegen den Liquor vitelli sehr bedeutend zurücktritt. Die Dotterkörperchen selbst bestehen vornehmlich aus größeren und kleineren Kügelchen eines ölartigen Fettes, die allmälig zusammenfließen und dann nicht selten einen einzigen großen Tropfen bilden, der auf der Oberfläche des Dotters schwimmt. Außerdem finden sich noch einzelne blasse sogenannte Eiweißkügelchen von bläschenartigem Aussehen. Das Keimbläschen wiederholt durch Lage, Größe und Vielzahl der Keimflecke die schon oben für die nackten Amphibien angeführten Verhältnisse.

Bei den kleineren Knochenfischen läßt sich die Bildung des Eies leicht verfolgen. Ich empfehle namentlich die kleineren Cyprinusarten. Sie geschieht im Wesentlichen auf dieselbe Weise, wie bei den nackten Amphibien. Zuerst entsteht das Keimbläschen, Anfangs ohne Keimflecke, die aber sehr bald auftreten. Bei Keimbläschen von $^1/_{100}$‴ zählte ich deren 3—12. Im Umkreis des Keimbläschens geschieht dann die Bildung des primitiven Dotters, der allmälig wächst und dabei in einen centralen festeren und peripherischen

[1]) Bei Salmo umbla konnte Vogt (Embryol. des Salmones p. 10) beide Membranen ganz deutlich neben einander unterscheiden. Ebenso beschreibt Rathke an den Eierstockseiern von Blennius viviparus (Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgesch. Th. II. S. 5) eine derbe äußere Eihaut, die von der Dotterhaut durch eine dünne Schicht von eiweißartiger Beschaffenheit getrennt ist.

Digitized by Google

flüssigeren Theil sich sondert. Die Dotterkörperchen, die ausschließlich in den peripherischen Schichten des Liquor vitelli auftreten und den festeren Centraltheil völlig frei lassen, erscheinen zuerst als kleine Molekularkörnchen, die sich allmälig vergrößern und in Fetttröpfchen oder Eiweißkügelchen verwandeln. Sie bilden sich gleichmäßig in der ganzen Masse des peripherischen Dotters und sind zu keiner Zeit, wie bei den Fröschen, zu einem kugligen Haufen zusammengeballt. Nachdem die Dotterkörperchen bereits gebildet sind, umgiebt sich das Ei mit seiner Dotterhaut, die eine lange Zeit hindurch die einzige Eihülle darstellt, bis sich schließlich auf derselben noch das Chorion ablagert. Nach den Beobachtungen von Vogt entsteht dasselbe aus verwachsenden Zellen, vielleicht aus den Zellen des Eifollikels.

Die Präexistenz dieser Follikel habe ich bei den Knochenfischen eben so wenig außer Zweifel stellen können, wie bei den Batrachiern. Es schien mir hier sogar, daß die Keimbläschen wirklich frei unter der inneren Eierstockshaut entständen, daß die Follikel erst im Umkreis der Keimbläschen aus einer eigenthümlichen Metamorphose dieser Haut ihren Ursprung nähmen. Mit dem ersten Auftreten der Keimflecke ist der Follikel bereits als ein geschlossener Balg mit structurloser Hülle und Epithelium auf der Innenfläche zu unterscheiden.

Was die Eier der Plagiostomen betrifft, so gleichen diese durch Größe und Dotterentwickelung weit mehr den Eiern der beschuppten Amphibien und Vögel, als denen der Knochenfische. Schon mehrfach hat man auf diese Aehnlichkeit hingewiesen. Ob dieselbe aber so weit geht, wie Coste (l. c. p. 106) behauptet, wenn er die Eier der Plagiostomen ohne Weiteres mit denen der genannten höheren Wirbelthiere (als analog nach Bau und Entwickelung) zusammenstellt, wage ich aus Mangel eigener Untersuchungen nicht zu entscheiden. Durch die Beobachtungen von Leydig (Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haien S. 87) findet diese Behauptung indessen keine große Unterstützung: wir erfahren hier weder Etwas von Zellen, die den Dotter zusammensetzen, noch von der Anwesenheit einer Keimscheibe — von Organisationsverhältnissen, ohne die sich jene Behauptung wohl schwerlich wird rechtfertigen lassen.

Die mikroskopischen Dotterelemente der Plagiostomen bestehen nach Leydig aus zweierlei Gebilden von verschiedenartigem Aussehen, aus Fettkörperchen und sogenannten Eiweißkugeln, von denen die ersteren in der Regel, wie bei den Batrachiern, als viereckige Täfelchen [1]), seltener (Trygon) als rundliche Körperchen erscheinen. Wie die sogenannten Stearintäfelchen der Froscheier, entstehen dieselben auch hier durch allmäliges Wachsthum aus rundlichen Molekularkörperchen und zwar ziemlich spät, wenn das Ei bereits mehrere Linien im Durchmesser hat. Die ausgebildeten Eierstockseier besitzen eine ovale Gestalt und enthalten ein stark excentrisches Keimbläschen, das an dem einen Pole durch die structurlose Dotterhaut hindurchschimmert. In Eiern von $^1/_{10}$ Linie ist der Keimfleck (nach Wagner) noch einfach. Späterhin aber findet man eine größere Anzahl von Keimflecken, wie bei den Amphibien.

Die Entwickelung der Eier geschieht nach Leydig auf demselben Wege, wie bei den übrigen Wirbelthieren. Im Inneren der Drüsenfollikel, die An-

[1]) Nach Coste (l. c.) wären diese Täfelchen — wie bei den Chelonien — in besondere zellige Bläschen eingeschlossen.

Digitized by

fangs nur einige wenige Fettmolekule enthalten, entsteht zunächst das Keimbläschen mit einer kleinen Dottermasse, die sich späterhin durch eine structurlose Haut nach außen abschließt und mit Molekularkörperchen anfüllt.

Die Eier der Plagiostomen sind Anfangs in der Masse des Eierstockes vergraben. Späterhin bilden sie mit ihren Umhüllungen, wie bei den Vögeln, Auftreibungen auf der Außenfläche des Ovariums, die allmälig wachsen und schließlich zu gestielten beerenförmigen Anhängen werden. Der reife Eierstock der Plagiostomen hat bekanntlich dieselbe traubenförmige Gestalt, wie der Eierstock der Vögel und Schildkröten.

Auch die Bildung der äußeren Eihüllen stimmt mit denen der genannten Wirbelthiere völlig überein. Sie bestehen theils aus dem primitiven Drüsenfollikel mit Zellenschicht und structurloser Wandung, theils auch aus dichten Bindegewebsfasern und Blutgefäßen, welche dieselben umspinnen. In dem Eierstock von Trygon pastinaca bilden diese Hüllen bei den größeren Eiern (Leydig a. a. O. S. 87) zahlreiche tiefe Falten, die nach innen hineinragen und der Dotteroberfläche ein eigenthümliches hirnartig gewundenes Aussehen geben. Der physiologische Werth dieser auffallenden Einrichtung ist leicht zu erkennen. Sie dient zur Vergrößerung der secernirenden Oberfläche und wird gewiß sehr wesentlich zur Ernährung der Eier und zur Beschleunigung ihrer Reife beitragen.

Mollusken.

Cephalopoden.

Die reifen Eier der Cephalopoden (vergl. Kölliker, Entwickelungsgesch. der Cephalopoden S. 1 ff.) haben eine ovale Gestalt und eine mittlere Größe (die Eier der größeren zehnfüßigen Arten messen bis 3‴, die der achtarmigen Arten weniger). Sie enthalten einen gelblichen oder rosa gefärbten Dotter mit stark excentrischem Keimbläschen und mehrfachen, aber nicht sehr zahlreichen Keimflecken. Das Keimbläschen liegt in dem einen spitzeren Pole des Eies, wo es durch die structurlose Dotterhaut hindurchschimmert. Die Dotterelemente bestehen aus homogenen rundlichen oder rundlicheckigen Fettkörperchen ($^1/_{300}$ — $^1/_{100}$‴ groß) von ziemlicher Consistenz, die der umhüllenden Membranen entbehren und erst allmälig durch Verschmelzung von kugelförmig zusammengehäuften Molekularkörnern gebildet werden, also keine Zellen sind, wie Coste (l. c. p. 106) behauptet.

Wie bei den Wirbelthieren, so liegen die einzelnen Eier auch bei den Cephalopoden in besonderen beerenförmigen Follikeln, die im Inneren von einem Epithelium ausgekleidet werden und mittelst eines langen Stieles in die Höhle des sackförmigen Ovariums hineinragen. Die ziemlich zarte äußere Hülle dieser Follikel besteht aus einem faserigen Gewebe und Blutgefäßen, die durch den Stiel eintreten. Bei Sepia und anderen zehnarmigen Cephalopoden bemerkt man an den größeren Follikeln ein zierliches Maschennetz, das die ganze Oberfläche der Eier zu umspinnen scheint, in der That aber nur von zahlreichen längs- und querverlaufenden Falten der Dotterhaut herrührt, die nach innen in die oberen Schichten der Dottermasse hineindringen. Bei den kleinsten Eiern fehlen diese Falten. Sie sind rund und völlig glatt. Die ersten Spuren dieser sonderbaren Bildung zeigen sich bei Eiern, die etwa $^1/_3$‴ messen, und zwar zunächst als niedrige Längsfalten, die in der Mitte der Eier am stärksten sind und die Pole noch freilassen. An größeren Eiern nimmt die Zahl und Höhe dieser Falten zu. Sie vermehren sich bis auf 12 — 14 und greifen so tief, daß sie in der Längsachse des Eies beinahe auf

Digitized by Google

einander ſtoßen. Die Querfalten entſtehen erſt nach der Ausbildung der Längsfalten und kommen bei den achtarmigen Cephalopoden (und Nautilus) niemals zum Vorſchein. Während des ſpäteren Wachsthumes gehen dieſe Falten übrigens allmälig wiederum verloren und zwar ſo vollſtändig, daß die reifen Eier keine Spur derſelben mehr erkennen laſſen.

Welche Bedeutung dieſe ſonderbare Einrichtung beſitze, wiſſen wir nicht. Man möchte, wie bei Trygon, an eine Vergrößerung der ſecernirenden Oberfläche denken; aber nach Kölliker's ausdrücklicher Bemerkung nimmt die Follikularhaut an der Bildung dieſer Falten keinen Antheil.

Die Entſtehung der Eierſtockseier hat ſich bisher der Unterſuchung noch entzogen. Kölliker giebt an, daß er bereits bei den kleinſten Eiern, die an den Stielen der größeren Eikapſeln, in die ſie vergraben ſeien, noch keine oder faſt noch keine Hervorragungen bedingt hätten, alle weſentlichen Theile eines Eies, Keimbläschen mit Keimflecken, Dotterhaut und eine körnige Dottermaſſe, aufgefunden habe.

Gaſteropoden.

Die Eierſtockseier der Schnecken bleiben an relativer Größe weit hinter denen der Cephalopoden zurück. Sie meſſen bei Paludina $^1/_{40}'''$, bei Limax $^1/_{18}'''$, bei Helix $^1/_{10}'''$. In der Regel iſt ihre Form ſphäriſch, nur ſelten etwas länglich rund. Die Dottermaſſe, die bald ſchmutzig weiß (Helix), bald in verſchiedenen Nuancirungen gelb gefärbt iſt, beſteht aus einer zähen eiweißartigen Subſtanz, in die, wie etwa bei den Säugethieren, zahlreiche kleine Molekularkörperchen und außerdem auch gewöhnlich noch einzelne größere gelbgefärbte Fettkörner eingelagert ſind. Von der Anweſenheit der letzteren hängt die Färbung des Dotters ab: je größer ihre Menge iſt, deſto ſpecifiſcher erſcheint die gelbe Farbe. In den Eiern von Helix fehlen ſie faſt gänzlich, bei Paludina, Buccinum u. a. ſind ſie dagegen ſehr häufig u. ſ. w.

Das Keimbläschen liegt excentriſch unter der ſtructurloſen meiſt ſehr zarten [1]) Dotterhaut, iſt groß und überaus klar (bei Helix $= ^1/_{30}'''$) und umſchließt einen einfachen, ziemlich anſehnlichen Keimfleck von körnigem Gefüge. Der Keimfleck von Paludina beſteht aus zwei dicht neben einander liegenden Körperchen, die Anfangs durch einen Zwiſchenraum getrennt ſind (Leydig).

Bei den Cyclobranchiaten (Chiton) ſind die reifen Eierſtockseier nach meinen Unterſuchungen (Wagner's Zoot. II. S. 447) einzeln, wie bei den Cephalopoden, in beſondere, becherförmige (aber kurz geſtielte) Follikel eingeſchloſſen, die an den leiſtenförmigen Erhebungen des ſackförmigen Ovariums aufſitzen und in die innere Eierſtockshöhle hineinragen. Bei den übrigen Schnecken fehlen ſolche Follikel. Ihr Eierſtock beſteht aus zahlreichen vielfach veräſtelten Drüſenſchläuchen, welche die Eier im Inneren einſchließen.

Bei Lymnaeus kann man die Bildung des Eierſtockseies ziemlich leicht verfolgen. Auch hier iſt es das Keimbläschen, das von allen Theilen zuerſt entſteht [2]). Es liegt (etwa $^1/_{120}'''$ groß) hart auf der inneren Epithelialbe-

---

[1]) Bei Chiton punctatus u. a. fand ich in früheren Unterſuchungen eine glashelle dicke Eihaut von ſehr eigenthümlichem Ausſehen. Leider muß ich es unentſchieden laſſen, ob dieſelbe ausſchließlich als Dotterhaut zu betrachten ſei.

[2]) Auch Nordmann (Annal. des scienc. nat. 1846. T. V. p. 138) hat ſich auf das

Digitized by Google

kleidung des Drüsenschlauches und wird durch eine zähe eiweißartige Substanz an derselben befestigt. Bei passender Lage sieht man, wie es mit dieser einen nackten buckelförmigen Vorsprung bildet und in den Innenraum des Drüsenschlauches hineinragt. Den Keimfleck habe ich in den jüngsten Keimbläschen vermißt, obgleich er späterhin sehr deutlich ist.

Die eiweißartige Masse im Umkreis des Keimbläschens ist die erste Spur des Dotters [1]). Im Anfang hell und durchsichtig, zeigt sie ziemlich bald zahlreiche kleine Fettkörnchen, deren Menge und Größe allmälig mit dem Wachsthum des Dotters zunehmen. So lange dieselbe noch durchsichtig ist, bemerkt man in nächster Nähe des Keimbläschens immer noch einen helleren Hof, den Ueberrest des primitiven körnerlosen Dotters. Die Lösung der Eier aus ihrem Zusammenhange mit dem Drüsenschlauche geschieht allmälig durch fortgesetzte Einschnürung an der Verbindungsstelle. Ich habe mitunter noch Eier von $^1/_{60}$''' festsitzend gefunden, obgleich selten. In der Regel sind schon frei, wenn sie $^1/_{80}$''' messen. Die Dotterhaut bildet sich verhältnißmäßig erst spät, nachdem die Eier bereits abgelöst sind, und zwar — wie man aus zahlreichen Zwischenformen entnehmen kann — dadurch, daß der helle und durchsichtige Rand der Dottermasse allmälig zu einer membranösen Hülle erhärtet.

Acephalen.

Für die reifen Eierstockseier der Acephalen gilt im Allgemeinen dasselbe, wie für die der Gasteropoden. Sie sind sphärische kleine (nur bei den Salpen, nach Krohn, verhältnißmäßig sehr große) Bläschen von verschiedener, weißer, gelblicher oder rother Farbe mit feinkörnigem Dotter und einfachem Keimfleck in dem excentrischen Keimbläschen. So verhält es sich wenigstens eben sowohl bei den Tunicaten (Milne Edwards), als auch (nach Lovén) bei Modiolaria, Cardium, Teredo und anderen Seemuscheln, während unsere einheimischen Arten, die der Familie der Najaden zugehören, in mehrfacher Weise von dieser Bildung abweichen. Wie Wagner (Prodromus, l. c. p. 7, Encyklop. von Ersch und Gruber a. a. O.) schon angemerkt hat, ist bei diesen (Unio, Anodonta) nicht nur der Keimfleck sehr häufig aus zwei 8förmig verbundenen Körperchen zusammengesetzt oder selbst mehrfach, sondern auch ein weiter Zwischenraum zwischen der sphärischen Dottermasse und der äußeren Eihaut. Wagner betrachtet die letztere als Chorion und läßt den Dotter noch von einer besonderen Dotterhaut umhüllt sein, aber mit Unrecht. Die zähe eiweißartige Dotterflüssigkeit ist das einzige Bindemittel zwischen den Dottermolekulen, wie man durch Nadel, Druck u. s. w. mit Sicherheit nachweisen kann. Auf der anderen Seite lehrt uns auch die Bil-

---

Bestimmteste (avec pleine certitude) davon überzeugt, daß das Keimbläschen bei Tergipes vor Dotter und Dotterhaut entsteht.

[1]) Ich zweifle nicht, daß sich Meckel (Müller's Arch. 1840. S. 485) und Leydig (Zeitschr. für wissensch. Zool. II. S. 127) von der Contour dieses hellen Hofes haben täuschen lassen, wenn sie das Ei bei Helix und Paludina von Anfang an als eine elementare Zelle beschreiben. Durch die Behandlung mit der Nadel und Wasser, durch Druck u. s. w. kann man die Abwesenheit einer Dotterhaut noch auf einem weit späteren Stadium mit Bestimmtheit constatiren. Und dieses gilt nicht bloß von Lymnaeus, sondern auch von Helix, wie bereits Paasch (Arch. für Naturgesch. I. S. 76 und 89) ganz richtig angiebt, obgleich er die Eier dieser Gasteropoden nicht als wirkliche Eier gelten lassen will.

Digitized by Google

dungsgeschichte des Eies, daß die äußere Hülle, obgleich sie beständig in den reifen Eiern durch eine Schicht flüssigen Eiweißes von dem Dotter geschieden wird, mit Recht den Namen der Dotterhaut trage.

Aber diese Eigenthümlichkeiten sind nicht die einzigen, nicht einmal die auffallendsten, welche die Eier der Unionen und Anodonten auszeichnen. Bei weiterer Untersuchung wird man sich leicht überzeugen, daß der Dotter nicht an allen Seiten gleichmäßig von jener Eiweißschicht umgeben ist. Er hat nach meiner Beobachtung ganz constant eine excentrische Lage und berührt an der einen Stelle die äußere Dotterhaut. Aber diese Stelle ist nicht eben, sondern auffallender Weise in einen offenen und kurzen trichterförmigen Stiel ausgezogen, durch dessen Oeffnung man bei vorsichtiger Behandlung den ganzen Dotter hervordrücken kann. Man möchte fast vermuthen, daß diese sonderbare Bildung auf den Befruchtungsproceß eine Beziehung habe, allein es hat mir geschienen, als wenn der Trichter schon vor der Berührung mit den Samenfäden sich schlösse und verloren gehe. Die ausgebildeten (und gelegten) Eier der Anodonten sind wenigstens von einer vollkommen sphärischen Gestalt — auch dann, wenn sie mit den Samenfäden in keinerlei Berührung gekommen waren.

Die Entstehung der Eierstockseier wiederholt bei den Teichmuscheln im Wesentlichen die schon oben für Lymnaeus beschriebenen Vorgänge, obgleich dieselben ungleich schwieriger zu beobachten sind. Die Eierstocksschläuche unserer Najaden bestehen aus einer ziemlich dicken structurlosen Membran, auf deren innerer Fläche statt eines eigentlichen Epitheliums eine Schicht von kleinen fettartigen Molekularkörperchen aufliegt, die durch eine eiweißartige zähe Masse zusammengehalten werden und viele größere, gelblich gefärbte Fettkörner (von $^1/_{60}$—$^1/_{90}$‴) einschließen. In dieser Schicht entstehen nun die Keimbläschen, die schon bei $^1/_{120}$‴ im Durchmesser durch Aussehen und Besitz des Keimfleckes sich kenntlich machen. Ziemlich bald bilden dieselben mit der Eiweißmasse, die sie umgiebt, einen buckelförmigen Vorsprung, der an Größe und körniger Beschaffenheit allmälig zunimmt und in die Dottermasse des späteren Eies sich verwandelt. Entwickelung und Lösung dieses Gebildes geschehen, wie bei Lymnaeus. Nur insofern findet sich ein Unterschied, als die Bildung der Dotterhaut hier schon zu einer Zeit stattfindet, in der die Dottermasse an ihrer Mutterstätte noch festhängt. Eier von $^1/_{75}$—$^1/_{60}$‴ im Durchmesser, die noch mit breiter Basis aufsitzen, lassen diese Membran an ihrer freien Oberfläche schon deutlich erkennen. Je mehr dieselben sich abschnüren — und Eier von $^1/_{40}$‴ sind schon frei —, desto vollständiger wird die Dotterhaut, bis sie schließlich auch den kurzen halsförmigen Stiel, der als letzter Rest des früheren Zusammenhangs zwischen Dotter und Eierstock übrig bleibt, umkleidet. Die Veränderungen der freien Eierstockseier beschränken sich im Wesentlichen darauf, daß die äußere Dotterhaut von der Dottermasse durch Ansammlung einer hellen Flüssigkeit sich abhebt. Nur an der früheren stielförmigen Anheftungsstelle bleibt das primitive Verhältniß dieser beiden Eitheile.

Ueber die Bildung der Eier bei den übrigen Muscheln fehlen bis jetzt fast noch alle Beobachtungen. Quatrefages (Ann. des scienc. natur. 1849. T. XI. p. 202) ist der Einzige, der dieselbe (bei Teredo) beobachtet hat. Er giebt an, daß zuerst das Keimbläschen entstehe (im Anfang noch ohne Keimfleck) und sich allmälig mit Dottermasse umhülle. Eine Befestigung der primitiven Eier, wie ich sie bei den Najaden aufgefunden habe, wird nicht erwähnt, die keulenförmigen Formen indessen, die er abbildet,

Digitized by Google

lassen wohl auf ähnliche Verhältnisse zurückschließen. Auch Lovén (a. a. O. S. 315) giebt an, daß die Eier von Modiolaria »in den Säcken des Ovariums mehr oder minder langgezogen und da, wo sie von ihrem Bildungspunkte ausgehen, beinahe gestielt seien.«

Arthropoden.

Herapoden.

In der Classe der sechsfüßigen Insecten bieten die reifen Eierstockseier mancherlei eigenthümliche Verhältnisse. Nicht bloß, daß die Form und Farbe derselben in auffallender Weise wechselt, daß es (vergl. Kirby und Spence, Einleitung in die Entomologie S. 100. Lacordaire, introduct. à l'entomolog. pl. I.; Burmeister, Handbuch der Entomologie Th. I.) neben kugligen oder ovalen Eiern abgeplattete, spindelförmige, eckige, mit Fortsätzen versehene u. s. w., neben weißlichen und gelben rothe, braune und grüne giebt, haben wir hier hervorzuheben, sondern namentlich auch den Umstand, daß die Eier dieser Thiere schon im Eierstocke ganz allgemein mit einem derben und festen zelligen Chorion umhüllt sind. Die einzelnen Elemente, aus denen dieses Chorion zusammengesetzt ist, lassen sich noch an den ausgebildeten Eiern in der Regel deutlich unterscheiden, obgleich sie ihre primitive Gestalt und Bildung nur selten bewahrt haben. Ob unter diesem Chorion noch eine besondere Dotterhaut vorkomme, wollen wir nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Bisweilen tritt der Dotter beim Sprengen der Schale in kugelförmiger Gestalt hervor, man sieht dann auch in dem Umkreis der Dottermasse einen dünnen lichten Saum, aber eine eigentliche Haut läßt sich vielleicht nirgends sicher nachweisen.

Die Dottermasse der Insecteneier besteht vornehmlich aus größeren und kleineren bläschenartigen Fetttropfen, die in einer mäßig zähen, feinkörnigen Flüssigkeit umherschwimmen und, wie man eben so wohl während der Entwickelung als auch noch später aus der Anwesenheit von zahlreichen Zwischenformen entnehmen kann, aus den festen Molekulen des Liquor vitelli durch Aufnahme flüssiger Fette hervorgehen. Die Menge des Dotters ist verhältnißmäßig bedeutend, im Allgemeinen viel größer als bei den Mollusken. Es giebt zahlreiche Insectenarten, deren Eier eine Linie und noch mehr messen. Auch das Keimbläschen ist von ziemlich beträchtlicher Größe, bis $^1/_6$‴ und darüber. Es erscheint beständig als ein helles sphärisches Bläschen, das excentrisch an der Oberfläche des Dotters liegt und von einer eigenen feinkörnigen Masse, von einem Dotterhof, umgeben wird. Der Keimfleck zeigt manche Verschiedenheiten, mitunter sogar in den einzelnen Eiern desselben Thieres. Bald ist er eine feinkörnige Masse mit einigen größeren Körperchen im Inneren, bald besteht er aus mehreren zusammengehäuften oder isolirten kleineren Kügelchen.

Die Entwickelung der Insecteneier geschieht bekanntlich in den röhrenförmigen Blindschläuchen des Ovariums, in denen dieselben perlschnurartig in einfacher Reihe hinter einander liegen, bald in größerer, bald in geringerer Anzahl, je nach der Länge der Röhren. Die unteren Eier sind in allen Fällen sehr viel weiter entwickelt, als die oberen; sie sind vielleicht schon vollständig ausgebildet, während jene noch den Anfang der Entwickelung darstellen. Die Mutterstätte der Eier ist das obere blinde Ende des Ovariums, das sogenannte Keimfach. Hier entstehen die ersten Anlagen derselben, die

Digitized by Google

von da allmälig durch die nachfolgende Brut nach unten gedrängt werden und sich allmälig erst auf dieser Wanderung ausbilden.

Um dem Bildungsproceſſe der Inſectencier [1]) gehörig folgen zu können, denken wir uns die Eierſtocksröhre eines Inſectes zur Zeit der beginnenden Brunſt, während ſie noch ohne reihenweis geordnete Eier iſt. Der Inhalt der Eiröhren beſteht in dieſer Zeit aus zartwandigen kleinen und gekernten Zellen von etwa $^1/_{200}$‴, die den ganzen Raum bis an die äußeren ſtructurloſen Wandungen erfüllen und ſich ſogar bis in den dünnen und zipfelförmigen Anhang des Keimfaches, den ſogenannten Verbindungsfaden, hineinerſtrecken, obwohl ſie in dieſem der umſchließenden Zellenmembran zum Theil zu entbehren ſcheinen. Der Bildungsproceß der Eier beginnt mit dem Auftreten des Keimbläschens im Grunde des Keimfaches. Mir iſt es freilich eben ſo wenig, wie Stein, gelungen, das Keimbläschen früher zu erkennen, als bis es (bei einer Größe von etwa $^1/_{150}$‴) bereits mit dem Keimfleck und einem äußeren eiweißartigen Hofe verſehen iſt, allein trotzdem dürfen wir nach aller Analogie mit Beſtimmtheit annehmen, daß noch ein früheres Stadium vorausgehe, in dem das Keimbläschen ganz iſolirt iſt [2]). Die hofartige Umhüllung des Keimbläschens bildet die erſte Anlage des Dotters und iſt Anfangs ohne alle ſcharfe und membranöſe Begrenzung. Allmälig nimmt nun dieſes Ei an Größe zu. Es drängt die Zellen, in deren Mitte es ſich entwickelt hat, zur Seite und rückt nach abwärts, beſonders wenn ſich inzwiſchen die Anlage eines zweiten und dritten Eies im Grunde des Keimfaches gebildet hat. Während des Wachsthums verliert der Dotter ſeine urſprüngliche hyaline Beſchaffenheit, indem ſich zahlreiche Körnchen in ihn einlagern. Hat er nun allmälig, immer tiefer nach abwärts rückend, ſeine ſpätere Größe erreicht, ſo umhüllt er ſich mit dem Chorion. Die Epithelialzellen, die der Dotteroberfläche zunächſt liegen, verwachſen mit einander und zwar zunächſt an dem unteren Pole des Eies, ſo daß ſie Anfangs eine becherförmige Umhüllung darſtellen, die ſich erſt durch weiteres Wachsthum allmälig über das ganze Ei ausdehnt. Die Zellen, die ſonſt noch etwa zwiſchen Chorion und Eierſtockshaut vorkommen, verſchrumpfen nach der Entfernung des Eies zu einer ſchwefelgelben pfropfenartigen Maſſe, die mit dem nächſten Ei ausgeſtoßen wird.

Im Weſentlichen iſt der Bildungsproceß der Eier in allen Inſecten derſelbe. Indeſſen paßt das Bild, welches wir im Voranſtehenden entworfen haben, zunächſt doch nur für die geringere Anzahl dieſer Thiere, für die Hemipteren, Orthopteren (mit den Libelliden) und die meiſten Käfer. Bei den übrigen Inſecten ſcheint auf den erſten Blick ein ſehr verſchiedener Bildungstypus vorzukommen. Bei näherer Betrachtung reduciren ſich aber die Verſchiedenheiten deſſelben auf eine abweichende Entwickelung der in der Achſe der Eierſtocksröhren enthaltenen Zellen, die zwiſchen den einzelnen Eiern gelegen ſind und dieſelben von einander trennen. Während dieſe bei den Orthopteren u. ſ. w. im Weſentlichen die Form und Größe der peripheriſchen Epithelialzellen beſitzen, oder ſich doch nur wenig (durch eine beträcht-

[1]) Die Hauptzüge aus der Entwickelungsgeſchichte der Inſecteneier ſind bereits von R. Wagner (Prodromus etc. p. 9 und beſonders Beitr. zur Geſch. der Zeugung S. 42) ganz richtig erkannt worden. Das Nähere darüber bei Stein, Vergl. Anat. und Phyſiol. der Inſecten I. S. 46, deſſen Angaben ich vollſtändig beſtätigen kann.

[2]) Wagner läßt das Keimbläschen in dem Verbindungsfaden entſtehen und zwar durch Umhüllung des Keimfleckes. Sonder Zweifel hat hierbei aber eine Verwechſelung mit den Zellen des Verbindungsfadens ſtattgefunden.

Digitized by Google

lichere Größe) auszeichnen, erreichen dieselben bei den übrigen Insecten — sehr schön sieht man solches namentlich bei den Schmetterlingen — allmälig den kolossalen Durchmesser von $^1/_{10}$‴, während sich ihr Kern in einen großen Haufen feinkörniger Substanz (von $^1/_{20}$‴) verwandelt. Stein bezeichnet diese Zellen als Dotterbildungszellen [1]) und in der That mit vollkommenem Rechte. Ihr Inhalt dient sehr wesentlich zur Vergrößerung des Dotters, wie man nicht nur aus der vollkommenen Uebereinstimmung der körnigen Elemente, sondern namentlich auch daraus entnehmen darf, daß die Zahl dieser Zellen mit dem Wachsthum des Eies beständig abnimmt. Ueberdies gelingt es auch mitunter, den Inhalt dieser Bildungszellen nach der Resorption der Membranen als eine noch compacte Masse aufzufinden.

Arachniden.

Die Eier der Arachniden haben bei einer verhältnißmäßig ziemlich ansehnlichen Größe fast immer eine sphärische Form. Die Farbe derselben ist in der Regel weißlich oder hellgelb, doch giebt es auch Spinneneier mit lillafarbenem oder blaß violettem Dotter (Wagner).

So lange diese Eier an ihrer Bildungsstätte verweilen, ist die structurlose Dotterhaut ihre einzige Umhüllung. Der Inhalt derselben besteht zum Theil aus kleineren und größeren Fettkörnchen, zum Theil auch aus ansehnlichen Dotterkörperchen, die in den verschiedenen Arten mancherlei Abweichungen darbieten. Bei Phalangium könnte man dieselben leicht für Zellen mit (Kern und) körnigem Inhalt ansehen. Allein auch hier bestehen sie nur aus haufenweise zusammengruppirten kleineren und größeren Körnchen, die durch eine zähflüssige Fettmasse zu einem Tropfen verbunden sind, der unter dem Druck des Deckgläschens die mannigfachsten Formen annimmt und zu einer homogenen Substanz zusammengeschmolzen werden kann. Die Dotterkörperchen von Epeira sind so fest, daß sie unter dem Deckgläschen zerklüften, während sie in anderen Fällen blasse sogenannte Eiweißschollen darstellen. Das Keimbläschen ist groß und excentrisch gelegen und enthält einen Keimfleck, dessen Verschiedenheiten dieselben sind, wie bei den sechsfüßigen Insecten. Er ist bald einfach und dann von einem Körperchen gebildet, in dem man nicht selten wiederum eine wechselnde Anzahl distincter Körnchen unterscheiden kann, bald auch (und so namentlich bei manchen echten Spinnen) mehrfach. Bei Phalangium finde ich neben den Eiern mit einfachem homogenen Keimfleck auch solche mit einem körnigen Keimfleck und mehrfachen Keimflecken in den mannigfachsten Uebergängen.

Bei einigen echten Spinnen enthält das Eierstocksei außer dem Keimbläschen abweichender Weise noch einen zweiten Körper von sphärischer Form, der durch seine Größe (die im Allgemeinen mit der des Keimbläschens gleichen Schritt hält und bis $^1/_{20}$‴ wächst), sowie durch seine bernsteingelbe Färbung vor dem übrigen Inhalt des Eies sehr auffallend sich auszeichnet. Die Bedeutung dieses Körpers ist unbekannt; weder Bau noch Bildung bietet einen sicheren Anhaltepunkt. Wir können uns leicht überzeugen, daß das betreffende Gebilde bei einem concentrisch geschichteten Bau aus kleinen fest zusammenhängenden Körnchen besteht, aber daraus können wir kaum irgend einen Schluß ziehen. V. Carus (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie II. S. 99) nennt unseren Körper den Dotterkern und behauptet, daß von ihm,

[1]) H. Meyer hält dieselben irrthümlicher Weise für Eianlagen, die abortiv zu Grunde gingen. Vgl. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. I. S. 190.

Digitized by Goog

wie von der primitiven Dotterkugel des Froscheies, die Bildung des körnigen Dotters ausgehe, indem seine peripherischen Schichten sich ablösten und der Dotterflüssigkeit hinzumischten. Allein es ist nicht gut einzusehen, wie sich mit dieser Ansicht die fortwährende Größenzunahme des betreffenden Gebildes vereinigen läßt. Ueberdies behält dasselbe beständig seine scharfen Contouren, selbst in denjenigen Fällen, wo es etwa hofartig von einer Körnchenmasse umgeben ist. Nach Carus und v. Siebold würde dieser Körper während der Reife des Eies allmälig verloren gehen. Dagegen behauptet Wittich (Müller's Arch. 1849. S. 122), daß er sich durch Verflüssigung seiner centralen Schichten allmälig in eine dickwandige Kapsel verwandle und in dieser Form noch in den gelegten Eiern sich auffinden lasse.

Die Entwickelung des Spinneneies ist von Wittich und Carus beobachtet und von Beiden in gleicher Weise beschrieben (ll. cc.) worden. Nach meinen Untersuchungen an Phalangium kann ich die Beobachtungen derselben vollständig bestätigen. Es ist auch bei den Spinnen das Keimbläschen, das von allen Theilen des Eies zuerst gebildet wird. Als ein rundes und helles, scharf begrenztes Körperchen entsteht es an irgend einer Stelle des Eierstocksschlauches dicht unter der zarten und structurlosen äußeren Haut, die es dabei von der inneren epitheliumartigen Zellenschicht abhebt und zu einem kleinen Divertikel buckelförmig auftreibt. Anfangs ist das Keimbläschen völlig homogen, ohne Spur eines Keimflecks, der erst auf einer späteren Bildungsstufe zum Vorschein kommt, nachdem sich bereits im Umkreis des Keimbläschens ein durchsichtiges Blastem, die erste Andeutung der späteren Dotterkugel, abgelagert hat. Auch in den Eiern mit mehrfachen Keimflecken ist Anfangs nur ein einziger vorhanden. Mit dem Wachsthum der Dottermasse verwandelt sich das buckelförmige Divertikel des Ovariums, das den Eikeim einschließt, nach und nach in einen gestielten kugelförmigen Anhang, der schließlich wie eine Beere auf dem Eierstocksschlauche aufsitzt. Die Dottermasse selbst hat inzwischen ihre ursprüngliche Beschaffenheit verloren. In der nächsten Umgebung des Keimbläschens sind zahlreiche Molekule entstanden, die sich immer deutlicher zu Fettkörnern gestalten. Bald darauf erscheinen auch die großen Dotterkörperchen, die sich freilich Anfangs nur auf die hintere, der Anheftungsstelle zugekehrte Hälfte des Eies beschränken. An derselben Stelle hat sich schon früher bei der Winkelspinne u. a. jener räthselhafte Körper gebildet, dessen wir oben Erwähnung gethan haben. Die Dotterhaut des Spinneneies, mit deren Bildung das Ei zu einer selbstständigen Masse wird, entsteht dagegen erst ziemlich spät, nachdem das Ei bereits zu einer ziemlich ansehnlichen Größe herangewachsen ist.

Myriapoden.

Die Myriapoden schließen sich durch Bau und Entwickelung der Eier unmittelbar an die Arachniden an. Größe, Form, Bildung der äußeren Eihülle u. s. w. zeigen gleiche Verhältnisse. Dasselbe gilt im Allgemeinen auch von den Dotterelementen. Bei Julus bestehen dieselben aus zahllosen dunkeln Molekularkörnern und größeren tropfenartigen Fettkörperchen, die unter dem Drucke des Deckbläschens zerbrechen und durch eine Reihe der mannigfachsten Zwischenformen aus den ersteren hervorgehen. In den Eiern von Geophilus finden sich dieselben Gebilde, nur sind die Fetttropfen gewöhnlich von gelblicher Färbung. Sie erreichen hier eine ansehnliche Größe (bis $^1/_{30}$''') und enthalten oftmals (namentlich gilt dieses von den größeren

Digitized by Google

Körperchen) im Inneren eine körnige Masse, die denselben ein zellenförmiges Aussehen giebt. Diese Aehnlichkeit mit Zellen wird um so auffallender, als man auch mitunter eine äußere Hülle von meßbarer Dicke zu unterscheiden glaubt. Aber ein einziger Druck genügt, den Irrthum dieser Deutung nachzuweisen. Die scheinbaren Zellen mit Inhalt und Membran zerklüften, wie die gewöhnlichen Fettkörner, und erscheinen dabei als ein Conglomerat verschiedener Fettmassen. Außer diesen scharf contourirten Fettkörperchen findet man in den Eiern von Geophilus auch noch helle sogenannte Eiweißkugeln mit blassen Rändern. Das Keimbläschen des Myriapodeneies ist von ansehnlicher Größe und mit deutlichem Keimfleck versehen, der bald (bei Julus) eine einfache zusammenhängende Masse darstellt, die bis auf ein circumscriptes Körperchen im Centrum ein homogenes Aussehen hat, bald auch (bei Geophilus) als ein aggregirtes Häufchen von kleinen, hier und da selbst etwas zerstreuten Körnchen erscheint.

Die Bildungsstätte der Eier ist, wie bei den Araneen, zwischen den beiden Häuten des Eierstockschlauches, zwischen der äußeren structurlosen Membrana propria und der inneren Epithelialschicht. Hier entsteht zuerst das Keimbläschen (Anfangs $^1/_{100}$''' groß), das ziemlich bald mit einem hellen Eiweißhofe sich umkleidet und an Größe zunimmt. Die äußere Eierstockhaut bleibt übrigens beständig glatt und eben. Dafür wird aber die innere Zellenschicht allmälig buckelförmig aufgetrieben, bis sie weit in das Lumen des Schlauches hineinragt. Auf solche Weise befestigt, gehen die Eier immer mehr ihrer weiteren Entwickelung entgegen. Der Dotter nimmt eine körnige Beschaffenheit an und umhüllt sich bei etwa $^1/_{10}$''' Durchmesser mit einer structurlosen äußeren Membran. Noch bevor übrigens die Eier ihre volle Entwickelung erreicht haben, zerreißt die zellige Kapsel, die sie einhüllt. Die Eier lösen sich von der Eierstockswand und fallen in die Höhle des Ovariumschlauches, wo sie bis zu ihrer Entfernung verweilen.

Crustaceen.

Auch die Eier der Crustaceen besitzen in der Regel eine rundliche Form und schmutzig gelbe Färbung, obgleich auch andere lebhaftere Dotterfarben (rothe, grüne, violette, blaue) hier keineswegs zu den Seltenheiten gehören. Die relative Größe zeigt mancherlei auffallende Differenzen. Bei Gammarus, Oniscus, Astacus ist sie ziemlich ansehnlich, in anderen Fällen jedoch (z. B. bei den Krabben, überhaupt bei der Mehrzahl der zehnfüßigen Krebse) verhältnißmäßig außerordentlich gering. Ein Chorion kennt man bis jetzt nur bei Argulus (Leydig). Die übrigen Crustaceen besitzen eine einfache, structurlose und durchsichtige Dotterhaut. Die Dottermasse im Inneren dieser Hülle[1]) enthält zahllose körperliche Elemente von wechselnder Form und Größe, die in einer zähen feinkörnigen Flüssigkeit suspendirt sind. Die constantesten dieser Dotterkörperchen sind sphärische Fetttropfen mit scharfen und dunkeln Rändern, die von einer unmeßbaren Größe allmälig bis zu $^1/_{60}$ — $^1/_{40}$'''

[1]) Rathke (de animalium crustaceorum generat. 1844. p. 1) giebt an, daß unter dieser Dotterhaut, wie in den Eiern der Vögel und beschuppten Amphibien, noch eine besondere epitheliumartige Zellenschicht vorkomme (die den Eihüllen angehöre), allein ich habe mich niemals, weder auf einer früheren, noch späteren Entwickelungsstufe — auch nach Rathke soll dieselbe später verloren gehen — von der Anwesenheit derselben überzeugen können.

Digitized by Google

und darüber heranwachsen. In manchen Fällen sind sie von ziemlich fester Beschaffenheit, so daß sie (Apus) bei Anwendung eines Druckes in radiäre Stücke zerfallen. Eine äußere Zellenhülle habe ich niemals [1]) unterscheiden können, weder im unverletzten Zustande, noch bei Zusatz von Reagentien u. s. w. Bei einigen Crustaceen (Apus, Argulus u. a.) bilden diese Fettkörperchen die einzigen geformten Dotterelemente. In der Mehrzahl finden sich daneben jedoch noch andere größere Körperchen mit blasseren Contouren oder hellerem Aussehen — hier und da röthlich gefärbt — (sogenannte Eiweißkugeln), die im Inneren mitunter (namentlich nach dem Zusatz von Wasser u. s. w.) einzelne größere oder kleinere Körnchen erkennen lassen, aber eben so wenig, wie die echten Fettkörperchen, eine äußere Zellenmembran besitzen [2]). Das Keimbläschen ist überall sehr deutlich und von ansehnlicher Größe. Es liegt excentrisch in der Dottermasse und enthält eine wasserhelle Flüssigkeit mit einem verschieden gebildeten Keimfleck. Die gewöhnliche Form desselben ist die zusammengesetzte, bei der man bald ein Aggregat von Körnern, bald auch zahlreiche zerstreute Körperchen (in den Eiern des Flußkrebses bis 50) unterscheidet.

Nach vielfach wiederholten Untersuchungen an Land- und Wasserasseln befolgt die Entwickelung der Crustaceeneier im Wesentlichen denselben Typus, den wir schon bei den Arachniden kennen gelernt haben. Wer sich ein anschauliches Bild dieser Vorgänge verschaffen will, dem empfehle ich namentlich die Arten des Genus Oniscus und Armadillo. Es möchte nur wenige Thiere geben, bei denen der Proceß der Eibildung so leicht, deutlich und entschieden überblickt und verfolgt werden könnte.

Der Eierstock der Asellinen bildet bekanntlich jederseits einen kurzen ziemlich weiten Schlauch mit einer Tuba, die etwa in der Mitte der inneren Seitenfläche hervorkommt. Diesen ganzen Schlauch findet man nun in der Regel mit Eiern erfüllt, die auf verschiedenen Stufen der Entwickelung stehen, aber nicht regellos zwischen einander liegen, sondern je nach dem Grade ihrer Reife ganz bestimmte Stellen inne halten. Die ausgebildeten Eier nehmen ganz constant die Innenseite des Eierstocksschlauches, die jüngsten dagegen die entgegenliegende äußere Seite desselben in ihrer ganzen Länge ein. Nur die äußere Hälfte der Eierstocksröhre ist die Bildungsstätte der Eier. Sie stimmt nach ihrer physiologischen Bedeutung mit dem sogenannten Keimfach in den Eierstocksröhren der Herapoden überein. Bei Oniscus (ebenso auch bei Gammarus) ist der Ovariumschlauch so wenig geräumig, daß immer nur eine einzige Reihe reiferer Eier darin unterkommen kann. In den weiteren (bandartig abgeplatteten) Eierstocksschläuchen von Armadillo trifft man dagegen gewöhnlich mehrere solche Reihen neben einander.

Die Eier entstehen im inneren Lumen der Eierstocksröhre, innerhalb der Zellenlage, welche dieselben auskleidet, wie bei den Herapoden. Anfangs bestehen sie nur aus den späteren Keimbläschen, ohne Dottermasse und Keimfleck. Aber rasch geht dieses Stadium vorüber: im Umkreis der Bläschen bildet sich ein circumscripter heller Hof, der an Größe fortwährend wächst, eine körnige Beschaffenheit annimmt und allmälig in die Dottermasse der reiferen Eier sich verwandelt. Eine Dotterhaut fehlt noch längere Zeit. Erst bei einer Größe von etwa $^1/_{10}$‴ läßt sie sich als eine besondere zarte

[1]) Rathke ist gewiß im Irrthum, wenn er für manche Crustaceenarten die Anwesenheit einer Zellenmembran im Umkreis dieser Fetttropfen annimmt.

[2]) Auch diese Körperchen glaubt Rathke als Zellen deuten zu müssen.

Digitized by Google

Membran im Umkreis des Dotters nachweisen. Die äußeren Contouren der Dotterkugel erscheinen allerdings schon lange vorher sehr bestimmt und scharf gezeichnet, allein man kann sich — namentlich bei Armadillo, wo die Eier schon von früh an sich isoliren lassen — leicht überzeugen, daß dieses nicht von der Anwesenheit einer Dotterhaut herrührt. Unter dem Drucke des Deckbläschens u. s. w. verhalten sich die Eier wie eine elastische Kugel von zähflüssiger Substanz. Sie platten sich ab und springen bei Nachlaß des Druckes wieder in ihre frühere Form zurück. Reißen sie schließlich ein, so fließen sie nicht etwa plötzlich aus, sondern zerfallen allmälig unter der Einwirkung des Wassers in einen formlosen Haufen. Die Keimflecke entstehen erst nach der Bildung des primitiven Dotterhofes und bleiben beständig eine Zeitlang einfach.

Bei Argulus entwickeln sich die Eier (Leydig in der Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. II. S. 340) einzeln in besonderen Blindschläuchen, die auch bei den ausgebildeten Eiern persistiren und in Vereinigung mit einer auf der Oberfläche der Eier abgeschiedenen homogenen Substanz das oben erwähnte Chorion darstellen.

Würmer.

Ringelwürmer.

In der Classe der Ringelwürmer erscheinen die Eier als kuglige Körper von sehr geringer Größe (selbst bei Eunice gigantea von kaum $^1/_3$''' im Durchmesser). Sie besitzen eine zarte und durchsichtige äußere Hülle und einen körnigen, hier und da von größeren Fetttropfen durchsetzten Dotter. Ihre Farbe ist meist blaßgelb, mitunter jedoch auch roth, violett oder grünlich. Das helle Keimbläschen (etwa durchschnittlich von $^1/_{50}$''') enthält einen einfachen sphärischen Keimfleck.

Daß die Entwickelung dieser Eier auf die gewöhnliche Weise vor sich geht, kann man namentlich bei den Kiemenwürmern mit Leichtigkeit und Bestimmtheit beobachten. In der Leibeshöhle dieser Thiere (Nereis, Serpula u. s. w.), die bekanntlich ohne eigentliche Keimdrüsen sind, findet man die verschiedensten Entwickelungsstufen der Eier isolirt neben einander. Hier sieht man kleine helle Bläschen (Keimbläschen) bald frei (etwa $^1/_{120}$''' groß), bald auch mit einem zarten Hofe umgeben zwischen Eiern, die durch die unvollständige Entwickelung ihrer Dottermasse unmittelbar an diese früheren Bildungen anknüpfen. Auch hier sind die Eier eine längere Zeit hindurch ohne distincte Dotterhaut [1]).

Hirudineen.

Die Eierstockseier der Hirudineen (vgl. Leydig in der Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. I. S. 123—129) zeigen in Größe, Form und Bau eine auffallende Aehnlichkeit mit denen der Branchiaten. Klein, rund und schmutzig gelb (nur bei Clepsine grünlich oder rosenroth), enthalten sie unter einer einfachen zarten Hülle einen meist körnigen Dotter, dessen Elemente nur in

---

[1]) Das Nähere bei Quatrefages Ann. des scienc. natur. 1846. T. X. p. 164, an dessen Darstellung ich mich nach vielen eigenen Untersuchungen anschließen muß. Uebrigens läßt Quatrefages die Keimbläschen in eigenen drüsigen Organen entstehen, die er — selbst wenn diese Beobachtung außer Zweifel wäre — gewiß nicht ganz passend den Eierstöcken der übrigen Thiere an die Seite stellt.

Digitized by Google

seltenen Fällen (Clepsine) zu größeren Tropfen eines ziemlich festen Fettes sich entwickeln. Das Keimbläschen ist gewöhnlich mit einem sehr kleinen und dunkeln Kerne versehen, besitzt aber mitunter auch statt dessen eine größere Anzahl zerstreuter blasser Keimflecke (Clepsine). Eine eigenthümliche, bis jetzt unter den Egeln ganz isolirt stehende Bildung zeigen die Eierstockseier von Piscicola, die nicht bloß außen auf der Dotterhaut eine zweite mit zahlreichen fettartig glänzenden Körnchen besetzte Eihülle (Chorion) tragen, sondern auch im Inneren eine Zellenlage[1]) besitzen, welche becherförmig die Dotterkugel umgiebt (Leydig).

Die Bildungsstätte der Hirudineeneier ist ein dünner und fadenförmiger gewundener Schlauch, der von den blasig erweiterten Enden der Tuben sackartig umschlossen wird. Als erste Spuren der Eier erscheinen im Inneren dieser Schläuche kleine freie Bläschen, um welche sich später einige Elementarkörnchen unregelmäßig ablagern. Allmälig wächst diese Masse zu einem kugligen Haufen, der die Wand des Eierstocksschlauches nach außen immer mehr hervortreibt und sich schließlich durch die Bildung einer äußeren zarten Hülle in ein Ei verwandelt. Nach der Darstellung von Leydig soll dieser Typus aber nur für einen Theil der Eier bei den Hirudineen Geltung haben. Andere sollen einen abweichenden Entwickelungsgang einschlagen, insofern wenigstens, als sich ihr Keimbläschen schon früh, vor der Bildung des körnigen Dotters, mit einer äußeren Membran umgebe und dadurch in ein zellenartiges Gebilde sich verwandele, dessen Inhalt späterhin erst die Dotterelemente aus sich hervorbilde. Bei näherer Erwägung der Umstände können wir auf diese Verschiedenheiten indessen kein großes Gewicht legen, selbst dann nicht, wenn sich die Darstellung von Leydig vollkommen bestätigen sollte. Wir müssen nur berücksichtigen, daß die Entwickelung des Dotters auch im ersteren Falle mit der Bildung der äußeren Eihaut nicht abgeschlossen ist, sondern noch eine längere Zeit fortdauert, daß die Eihaut also auch hier schon vor der vollständigen Ausbildung des Dotters sich ablagert. Geschieht dieses nun früher als gewöhnlich, etwa zu einer Zeit, in der das Keimbläschen nur erst von einigen wenigen Körnchen umgeben ist, so wird dadurch natürlich das ganze Aussehen des Entwickelungsganges ein anderes. Und doch ist der Unterschied zwischen beiden in Wirklichkeit nur von einem relativen Werthe, wie auch schon daraus hervorgeht, daß man in dem Eierstocke desselben Thieres gewöhnlich beide Vorgänge neben einander antrifft. Uebrigens will ich nicht verschweigen, daß ich an der Richtigkeit der Leydig'schen Darstellung einigen Zweifel hege. Ich glaube mich bei Nephelis davon überzeugt zu haben, daß die von Leydig als äußere Zellenmembran beschriebene Dotterhaut bei den Eiern seines zweiten Entwickelungstypus auf einer Täuschung beruhet, die durch das scharf begrenzte Aussehen der zähen primitiven Dotterkugel hervorgerufen ist. Wie es mir schien, reduciren sich die angeführten Differenzen einfach darauf, daß der primitive Dotter der Hirudineeneier bald schneller, bald langsamer in seiner ganzen Masse eine körnige Beschaffenheit annimmt.

Auf welche Weise die abweichende Bildung des Eies bei Piscicola entstehe, ist noch unbekannt. Was Leydig darüber mittheilt, wird von ihm selbst als fragmentar und ungenügend bezeichnet.

---

[1]) Auch in den Eiern von Pontobdella scheint eine solche Zellenlage vorzukommen. Daß dieselbe aber, wie Leydig angiebt (a. a. O. III. S. 319), den einzigen Inhalt des Eies bilde, möchte doch wohl noch einer weiteren Bestätigung bedürfen.

Digitized by Google

Trematoden.

Die Eier der Trematoden, deren nähere Kenntniß wir namentlich den Untersuchungen v. Siebold's (a. a. O. S. 145) verdanken, haben durchgehends eine ovale Form und mitunter eine verhältnißmäßig ziemlich ansehnliche Größe. Ihre äußere Bedeckung ist derbe und bei manchen Arten durch eine beträchtliche Härte und bräunliche Färbung ausgezeichnet, in solchen Fällen auch wohl an den Polen in einen langen und dünnen fadenförmigen Anhang ausgezogen. Da man an den Eiern der Trematoden nur eine einzige Hülle unterscheidet, so könnte man leicht auf ein ungewöhnliches Verhalten der Dotterhaut zurückschließen. Indessen scheint es kaum einem Zweifel zu unterliegen, daß diese Eihülle nicht sowohl der Dotterhaut, als vielmehr dem Chorion gleichzusetzen ist.

Der hauptsächlichste Inhalt der Eihaut besteht aus größeren und kleineren Fettkörnern, die zum Theil wiederum in besondere Tropfen eines flüssigeren Fettes eingelagert sind und auf solche Weise eine große Aehnlichkeit mit genuinen zellenartigen Bildungen annehmen. (Die meisten Beobachter bezeichnen diese Körperchen auch geradezu als »Dotterzellen«.) Das Keimbläschen ist gewöhnlich in der Dottermasse so versteckt, daß es nur mit Mühe sich entdecken läßt und früher geradezu in Abrede gestellt werden konnte. In manchen Fällen ist es indessen ganz deutlich und unverkennbar von dem gewöhnlichen Verhalten. Der Keimfleck ist einfach.

Weit abweichender, als der Bau der ausgebildeten Trematodeneier, ist die Entwickelung derselben und namentlich das anatomische Verhältniß ihrer Bildungsorgane. Statt eines einzigen Eierstockes, wie er sonst vorkommt, besitzen die Trematoden nämlich zwei von einander verschiedene eibereitende Organe, einen sogenannten Keimstock für die Bildung der Keimbläschen, und einen sogenannten Dotterstock, in dem ausschließlich die Elemente des Dotters bereitet werden. Beide Gebilde führen mit ihren Ausführungsgängen in einen gemeinsamen Raum, in welchem durch die Vereinigung von Keimbläschen und Dotter die Bildung einer zusammenhängenden Masse geschieht, die nur noch der äußeren Umhüllung bedarf, um ein vollständiges Ei mit allen seinen einzelnen Theilen darzustellen.

Auf den ersten Blick muß dieses abweichende Verhältniß natürlich außerordentlich überraschen. Sobald wir es aber näher ins Auge fassen, sobald wir namentlich damit die Bildungsgeschichte des thierischen Eies in manchen anderen Gruppen vergleichen, wird das Fremdartige der Erscheinung allmälig verschwinden. Schon oben haben wir in den Herapoden und Asellinen Thiere kennen gelernt, bei denen die Bildung der Keimbläschen und der Dottermasse an räumlich verschiedene Stellen des Eierstockes übertragen ist. Denken wir uns nun diese Stellen durch eine Einschnürung von einander getrennt, so haben wir statt eines einfachen Eierstockes auch hier jene zweierlei Organe, die bei den Trematoden den eibildenden Apparat zusammensetzen.

Der Inhalt der Dotterstöcke besteht aus kleineren und größeren Körnern (vergl. Thaer in Müller's Arch. 1850. S. 626), die sich durch Aggregation und Vereinigung mittelst eines fettigen Bindemittels allmälig in die späteren Dotterkörperchen umbilden. Die Keimbläschen des Keimstockes sind Anfangs nach Art der Kerne in besondere Zellen eingeschlossen, die vor ihrer Auflösung mitunter zu einer ziemlich ansehnlichen Größe heranwachsen.

Die Bildung der Eier geht in dem Anfangstheile des Eileiters vor sich,

Digitized by Google

in den sich die Ausführungsgänge des Keimstockes und des Dotterstockes inseriren. Hier umgeben sich die Keimbläschen einzeln — Thaer fand übrigens bisweilen auch Eier mit einem doppelten Keimbläschen — mit einem Haufen von Dottersubstanz, der sich allmälig schärfer abgrenzt und am Ende mit einer dünnen und farblosen Hülle bekleidet. Erst auf dem weiteren Wege nach außen nimmt diese Hülle durch fortwährende Ablagerung auf der Oberfläche die spätere Beschaffenheit an. Mitunter findet man zwischen den normalen Eiern auch mehr oder weniger verkrüppelte, selbst hier und da ganz unregelmäßig gestaltete Körper von gelber und braungelber Farbe, die fast nur aus Eischalenmasse bestehen (von Siebold).

Cestoden.

In den reifen Eiern der Bandwürmer findet man gewöhnlich (Kölliker, Müller's Arch. 1843. S. 92 und van Beneden, les vers cestoides. Bruxelles 1850 p. 65) einen hellen, an Körnern ziemlich armen Dotter und ein blasses und zartes, verhältnißmäßig sehr ansehnliches Keimbläschen (in Eiern von durchschnittlich $^1/_{80}$''' etwa $^1/_{120}$''' groß). Die Stelle des Keimfleckes vertritt ein kleiner Körnerhaufen, unter dessen Elementen sich nicht selten das eine oder andere durch seine Größe etwas auszeichnet. Die meisten Bandwürmer besitzen nur eine einfache dünne, mitunter bräunlich gefärbte Dotterhaut, doch giebt es auch zahlreiche Arten (namentlich im Genus Taenia), bei denen später noch eine zweite (und selbst dritte) äußere Hülle mit mancherlei sonderbaren Verlängerungen und Anhängen hinzukommt (vergl. v. Siebold, Burdach's Physiol. 1837. Bd. II. S. 201; Vergl. Anatom. S. 148 Anm. 27 und Dujardin, Hist. natur. des Helminthes).

Ueber die Entwickelung dieser Eier wissen wir wenig mehr, als daß die Keimbläschen und Dotterelemente, wie bei den Trematoden, von verschiedenen Organen geliefert werden und erst in dem Anfangstheile des eileitenden Apparates zur Bildung der Eier zusammentreten.

Turbellarien.

Die Turbellarien schließen sich durch den Bau ihrer Eier an die Trematoden an. Namentlich gilt dieses von den planarienartigen Formen derselben, den sogenannten Rhabdocoelen (M. S. Schultze, Beiträge zur Naturgesch. der Turbellarien. 1851) und Dendrocoelen (Quatrefages, in den Ann. des scienc. natur. 1845. T. IV. p. 169), deren Eier eine sehr ansehnliche Größe erreichen und einen körnigen, mit zellenähnlichen Fetttropfen versehenen Dotter enthalten. Das Keimbläschen mit seinem einfachen Flecke ist in der Dottermasse gewöhnlich so vollständig vergraben, daß es in dem unverletzten Ei nur selten sich entdecken läßt, besonders bei den Rhabdocoelen, deren Eihaut durch die Umlagerung mit einem hornartigen braunen Ueberzuge (Chorion) schon früh undurchsichtig wird. Der Dotter der Nemertinen ist meistens ohne größere Fetttropfen.

Die gewöhnliche Form der Turbellarieneier ist die ovale oder runde, doch finden sich bei Anwesenheit eines festen Chorions auch abweichende Eiformen. Es giebt (unter den Rhabdocoelen) linsenförmige und napfförmige Eier, Eier mit fadenförmigen Anhängen u. s. w.

Bei den Rhabdocoelen erstreckt sich die Aehnlichkeit mit den Trematoden sogar auf die Vorgänge der Eibildung, indem die Keimbläschen und Dotter-

Digitized by Google

elemente auch hier in gesonderten Organen ihren Ursprung nehmen. Wie ich mich bei dem schönen, großen und durchsichtigen Mesostomum Ehrenbergii überzeugt habe, geschieht die Entwickelung des Eies eben so, wie wir es oben für die Gruppe der Trematoden dargestellt haben. Der einzige Unterschied beruht darin, daß die Keimbläschen der Rhabdocoelen im Inneren des Keimstockes niemals als Kerne besonderer Zellen erscheinen, sondern beständig frei in eine feinkörnige Masse eingelagert sind.

Die Bildung der Eier bei gesondertem Keimstock und Dotterstock haben wir oben mit der Entwickelungsweise der Eier in dem einfachen Ovarium der Insecten zusammengestellt. Wie begründet solcher Vergleich sei, davon liefert uns (nach Schultze's interessanter Entdeckung) das Rhabdocoelengenus Macrostomum den sprechendsten Beweis. Statt eines getrennten Keim- und Dotterstockes besitzen die Arten dieses Genus wiederum einen einfachen Eischlauch, den wir mit vollem Rechte als einen vereinigten, zu einem gemeinschaftlichen Organe verschmolzenen Keim- und Dotterstock betrachten können. Das verengte blinde Ende dieses Schlauches liefert die Keimbläschen, die von da allmälig nach unten rücken und auf diesem Wege nun ebenso allmälig mit dem Producte der zarten und durchsichtigen Wandungen, dem körnigen Dotter, umlagert werden. Im Anfange scheint die Dottermasse der einzelnen Eier in einem continuirlichen Zusammenhange zu stehen, bis später eine Abschnürung erfolgt und mit der Bildung der isolirenden Eihaut die Entwickelungsgeschichte des ganzen Eies vollendet ist.

Das Vorkommen von isolirten Keim- und Dotterstücken scheint übrigens keineswegs auf die Rhabdocoelen beschränkt zu sein, sondern sich auch über die Dendrocoelen auszudehnen, obgleich wir darüber bis jetzt nur einige wenige Andeutungen besitzen. Quatrefages läßt die Bildung der Eier hier nach dem gewöhnlichen Schema vor sich gehen.

Daß auch solche Fälle unter den Turbellarien vorkommen, beweisen die Beobachtungen von Schultze (Archiv für Naturgesch. 1849. I. S. 282) über die Mikrostomeen. Für die Eier der Nemertinen gilt wahrscheinlicher Weise dasselbe, obgleich die Angaben von Quatrefages (Ann. des sc. nat. 1846 T. VI. p. 270) hier keinen Ausschlag geben können, da derselbe (vergl. Frey und Leuckart, Beiträge u. s. w. S. 79) den Darm mit seinen Drüsenzellen für den Eierstock gehalten hat.

Nematoden.

Die Eier der Nematoden haben im ausgebildeten Zustande eine ovale oder rundliche Form. Während ihres Aufenthaltes im Ovarium besitzen sie eine einfache zarte Dotterhaut, um die sich später noch eine zweite festere Hülle ablagert, die sich durch Bildung und Anhänge an die äußere Schale der Eier bei den Cestoden und Trematoden anschließt. Der Dotter ist eine feinkörnige, in der Regel ziemlich klare Masse mit einem excentrischen blassen Keimbläschen und rundlichem Keimfleck.

Die Bildung der Nematodeneier (über die man außer den Angaben von Siebold namentlich Reichert in Müller's Arch. 1847. S. 81 vergleiche möge) geschieht in einem einfachen fadenförmigen Ovarium und zwar, wie wir uns überzeugen werden, nach einem Schema, dessen wesentlichste Züge wir schon bei zahlreichen anderen Thieren kennen gelernt haben. Das obere blinde Ende der structurlosen Eierstocksröhre (deren äußerster

Digitized by Google

Zipfel mit gekernten Epithelialzellen[1]) gefüllt ist) enthält statt der Eier bloße Keimbläschen[2]), die ich bei Anguillula theils noch nackt, theils auch mit einem hellen Eiweißhofe umgeben vorgefunden habe. (Reichert, der diesen primitiven Dotter zuerst entdeckt hat, hält ihn für den Inhalt einer nach außen membranös begrenzten Zelle, doch gewiß mit Unrecht. Ich kann ihn nur, wie bei den Insecten u. s. w., als eine zähflüssige Umlagerungsmasse des Keimbläschens ansehen.) Die Bildungsstätte der Keimbläschen ist aber nicht der Ort, an dem die Eier ihre vollständige Entwickelung erreichen. Sie rücken, wie bei den Insecten u. a., allmälig nach unten, während inzwischen der Dotter durch Wachsthum und Einlagerung einer körnigen Masse seine spätere Beschaffenheit annimmt. Eine Dotterhaut läßt sich erst mit Sicherheit im unteren Ende des Ovariums unterscheiden.

Bei den meisten Nematoden lagern sich die Eier während der fortwährenden Größenzunahme des Dotters allmälig in eine einfache Längsreihe. Wo der Eierstock indessen durch eine beträchtlichere Weite sich auszeichnet, wie z. B. bei Ascaris lumbricoides u. a., da findet auch wohl eine größere Anzahl von Eiern auf demselben Querschnitt ihr Unterkommen. In solchen Fällen gruppiren sich die Eier strahlenförmig um die Längsachse des Eierstocks[3]) und oftmals so dicht, daß sie durch gegenseitigen Druck zu keilförmigen Körpern sich abplatten und mitunter (namentlich Anfangs) ein sonderbares Aussehen annehmen.

Echinorhynchen.

Ueber den Bau und die Bildung der Echinorhyncheneier herrscht noch ein großes Dunkel. Wir wissen nur, daß dieselben eine langgestreckte Form besitzen und sich im Inneren von Eierstöcken entwickeln, die bei den geschlechtsreifen Weibchen sonderbarer Weise frei in der Leibeshöhle flottiren. Der Dotter ist eine feinkörnige, zum Theil auch blasige Masse, in der man bisher das Keimbläschen noch nicht hat auffinden können.

Rotiferen.

Die reifen Eierstockeier der Räderthiere besitzen eine ovale Gestalt und eine verhältnißmäßig nicht unbeträchtliche Größe. Ihre Dotterhaut umschließt eine feinkörnige Masse mit hellem Keimbläschen, in dem man einen einfachen Keimfleck deutlich unterscheidet.

Die Entwickelung dieser Eier geht (vgl. Frey und Leuckart in Wagner's Zootomie II. S. 345; Leydig in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoolog. III. S. 469) in kurzen und weiten sackförmigen Schläuchen vor sich, in denen man außer einem körnigen Inhalt leicht noch eine Anzahl heller Bläschen von verschiedener Größe unterscheidet. Diese letzteren sind die Keimbläschen, die Anfangs dicht an der Innenfläche der Eierstockswand an-

---

[1]) Wie Reichert vermuthet, liefern dieselben durch fortwährende Brutzellenbildung das Material für die Entwickelung der Eier.

[2]) Kölliker (Müller's Archiv 1843. S. 72) läßt die Keimbläschen durch Umbildung um den Keimfleck entstehen, indessen habe ich mich hiervon nicht überzeugen können.

[3]) Der fadenförmige Strang (rhachis), der die Längsachse des Eies in solchen Fällen durchzieht, ist wohl schwerlich etwas Anderes, als eine eiweißartige zu einem festen Körper erhärtete Masse.

Digitized by Google

liegen, späterhin aber von derselben sich abtrennen und zu Concentrationspunkten für den körnigen Eierstocksinhalt werden. Sind die so entstandenen Massen etwa zu der Größe eines Eies herangewachsen, so umschließen sie sich mit einer besonderen Haut und grenzen sich durch diese gegen die übrige Eierstocksmasse ab.

Bryozoen.

Bei den einheimischen Arten dieser Gruppe (Alcyonella u. a.) ist das reife Eierstocksei von linsenförmiger oder napfförmiger Gestalt und mit einem derben braungefärbten Chorion versehen, das am Rande ringsherum von einem hellen Wulste eingefaßt wird, mitunter (Cristacella) auch wohl eine Anzahl ankerförmiger Fortsätze trägt. Der übrige Bau zeigt keine auffallenden Eigenthümlichkeiten. Das Keimbläschen enthält einen einfachen Keimfleck und schimmert vor der Bildung des Chorions durch die Dotterhaut hindurch.

Der Eierstock ist eine ziemlich solide band- oder sackförmige Masse, in deren Innerem sich die Eier auf die gewöhnliche Weise zu entwickeln scheinen (vgl. Dumortier et van Beneden, Mém. de l'acad. des scienc. de Bruxelles. T. XVI. p. 94). Anfangs findet sich im Umkreis der Keimbläschen statt des späteren Dotters nur eine helle zähflüssige Masse, die ohne deutliche Membran ist und mit zunehmender Größe allmälig eine körnige Beschaffenheit annimmt. Die Bildung des Chorions und des zelligen Randwulstes geschieht erst spät, nachdem die Entwickelung des übrigen Eies bereits vollendet ist. Während des Wachsthums der Eier erhebt sich die äußere Wand des Eierstocks allmälig zu einer Hervorragung, die immer mehr eine sphärische Gestalt annimmt und schließlich in eine gestielte beerenförmige Kapsel sich verwandelt.

Radiaten.

Echinodermen.

Die kleinen, sphärischen Eier der Echinodermen sind mit Ausschluß der Crinoideen vielleicht überall (auch bei den Sipunculiden) von einem derben Chorion umkleidet, das (J. Müller, über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Vierte Abhandlg. 1852. S. 41) eine glashelle durchsichtige Beschaffenheit hat und, wie es scheint, aus zahlreichen senkrecht neben einander auf der zarten Dotterhaut aufsitzenden prismatischen Zellen besteht. Bei den Holothurien wird dieses Chorion an einer Stelle von einem senkrechten Canale durchbohrt, der bis auf die Dotterhaut reicht und sich nach innen allmälig etwas erweitert. Ebenso bei Ophiothrix fragilis, nur ragt hier aus dem äußeren, gleichfalls erweiterten Ende dieses Canales eine schleimige Masse hervor, welche die Eierstockseier dergestalt unter einander verklebt, daß dadurch immer einige größere und kleinere Eier zu einem Haufen vereinigt werden. Sonst aber zeigen die Echinodermeneier den gewöhnlichen Bau. Sie besitzen einen körnigen, gelb oder bräunlich gefärbten Dotter, ein wasserhelles ziemlich ansehnliches Keimbläschen und einen überaus deutlichen, stets einfachen Keimfleck.

Ueber die Entwickelung ist leider noch nichts Näheres bekannt geworden. Indessen dürfen wir wohl annehmen, daß sie in gewöhnlicher Weise erfolge. Sie geschieht in kurzen traubenförmig zusammenhängenden Schläuchen, an deren Wänden die Eier in der ersten Zeit ihrer Bildung befestigt sind.

Digitized by Google

Wahrscheinlich finden sich hier ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie früher im Eierstock der Myriapoden kennen gelernt haben, vielleicht nur mit dem Unterschiede, daß die Kapseln im Umkreis der einzelnen Eier beständig persistiren und in das Chorion sich verwandeln.

Akalephen und Polypen.

Die Eier dieser Thiere sind immer rund und mit einer Dotterhaut versehen, um die sich bei den echten Polypen ein derbes Chorion ablagert. (So wenigstens bei Veretillum. Vgl. R. Wagner, Icones Tab. XXXIV.) Auch die Eier von Hydra besitzen eine feste, hier und da (H. fusca) mit ankerförmigen Fortsätzen bedeckte Schale. Der Dotter, der namentlich bei den Akalephen statt der gewöhnlichen (gelben) Färbung oftmals ein weißliches oder violettes Aussehen hat, enthält in seiner körnigen Grundsubstanz zahlreiche kleinere und größere Fetttropfen, die mitunter eine zellenartige Beschaffenheit besitzen oder andere schärfer contourirte Fettkörperchen im Inneren einschließen. Keimbläschen und Keimfleck lassen sich fast immer mit Leichtigkeit entdecken, namentlich auf den früheren Stadien der Bildung, so lange der Dotter noch hell und durchsichtig ist. Bei den Hydraciern hat man allerdings die Existenz dieser Bläschen in Abrede stellen wollen, allein nach den Angaben von Leydig (Oken's Isis 1848. Heft 3) würden sie auch hier vorkommen.

Die Entwickelung der Eier ist noch gänzlich unbekannt, da die einzige Süßwasserform dieser Gruppe, das Genus Hydra, sich zu solchen Untersuchungen sehr wenig eignet. So viel aber kann man auch hier mit Bestimmtheit erkennen, daß die Eier im Anfang einen Dotterhaufen ohne äußere begrenzende Hülle darstellen.

Morphologie des Eies.

Versuchen wir es, die einzelnen voranstehenden Beobachtungen über die Entwickelung des Eies zu einem Gesammtbilde zu vereinigen, so möchte sich dieses wohl in den Satz zusammenfassen lassen, daß das thierische Ei durch Umbildung um das Keimbläschen entstehe.

Von allen Eitheilen ist das Keimbläschen das früheste. Es ist die Grundlage des späteren Eies, gewissermaßen der Kern desselben, um den die übrigen äußeren Theile allmälig anschießen, sei es nun, weil er auf seine Umgebung eine fortwährende Anziehung ausübt, sei es nach irgend welchen anderen physikalischen Gesetzen. Der Keimfleck hat augenscheinlich nur eine untergeordnete architektonische Bedeutung. Er geht nicht etwa der Bildung des Keimbläschens voraus, wie hier und da behauptet ist, sondern entsteht erst (sonder Zweifel in Folge gewisser chemischer Umwandlungen) nach einiger Zeit im Inneren des Keimbläschens.

Der Dotter ist in Betreff seiner Bildung von dem Keimbläschen unabhängig. Er ist ein selbständiges Product der Drüsenthätigkeit und wird häufig sogar an einem besonderen, von der Bildungsstätte des Keimbläschens verschiedenen Orte bereitet. Das Keimbläschen dient nur als Concentrationspunkt für denselben. Wo die Ablagerung des Dotters um das Keimbläschen schon frühe geschieht, da enthält die Keimdrüse vielleicht niemals eine freie Dottersubstanz. So wie solche gebildet wird, schlägt sie sich außen auf dem Keimbläschen nieder, anfangs als ein heller Hof, in dem erst späterhin besondere körperliche Elemente hervortreten. Im anderen

Digitized by Google

Falle enthält das Ovarium dagegen außer den Keimbläschen auch noch eine eigene Dottermasse, die im Anfang wahrscheinlich gleichfalls hell und durchsichtig war und erst allmälig durch die Entwickelung der Dotterkörperchen ihre vollständige Reife erlangte.

Obgleich die Verschiedenheiten, auf die wir hier hindeuten, in ihren Extremen bei dem ersten Blick sehr auffallend erscheinen, können wir ihnen doch nicht mehr als einen relativen Werth zuschreiben. Sie reduciren sich, wie angeführt, im Wesentlichen nur auf einen Unterschied der Zeit, in welcher die Vereinigung des Keimbläschens und Dotters zu einer zusammenhängenden gemeinsamen Eimasse stattfindet.

Ihre vollständige individuelle Entwickelung erreicht diese Masse mit der Bildung einer äußeren umhüllenden Membran, mit der Bildung der Dotterhaut. In allen Fällen geschieht diese erst nach der Ablagerung (wenn auch nicht immer nach der vollständigen Ausbildung) des Dotters, und auch dann nicht etwa plötzlich, mit einem Schlage, sondern nach und nach durch Verdichtung und flächenhafte Verwachsung der Molekule in der äußersten Schicht der eiweißartigen Dottersubstanz. Genetisch ist die Dotterhaut als ein Theil der Dottermasse anzusehen.

Die Zeit, in der diese Ausscheidung erfolgt, fällt bald früher, bald später, je nach der Bildung des Dotters. Wo dieser getrennt von den Keimbläschen sich entwickelt und als eine bereits fertige Masse um dieselben sich anhäuft, da bezeichnet sie den Schlußact in der ganzen Entwickelungsgeschichte des Eies. Anders aber da, wo die Ablagerung des Dotters um das Keimbläschen schon bei seiner ersten Bildung stattfindet. In diesen Fällen läßt sich die Dotterhaut schon weit früher, mehr oder minder lange vor dem Abschluß der Entwickelung, als eine besondere Membran unterscheiden. Auf endosmotischem Wege geht dann durch die Dotterhaut hindurch die Aufnahme weiterer Stoffe zur Vergrößerung und Ausbildung des Dotters vor sich.

Offenbar sind es solche Fälle gewesen, die zu der Annahme veranlaßt haben, daß die Eier von Anfang an mit einer Dotterhaut versehen seien und erst späterhin unter derselben den Dotter entwickelten. Obgleich es heute noch manche angesehene Physiologen giebt, die, wie u. A. Reichert, diese Ansicht vertheidigen, so trage ich doch kein Bedenken, sie für eine irrthümliche zu erklären. Ich berufe mich dabei nicht bloß auf jene Fälle von Eibildung, die (bei den Flußmuscheln, Insecten, Rotiferen, Trematoden u. a.) unmöglich nach diesem Schema sich erklären lassen, nicht bloß auf die Autoritäten von Baer, R. Wagner, Bischoff, Henle, Stein, Leydig, Quatrefages u. s. w.[1]), sondern namentlich auf zahlreiche eigene, mit Sorgfalt angestellte Beobachtungen, von denen ich in dem vorhergehenden Abschnitt Rechenschaft gegeben habe. Was die letztgenannten Männer für einzelne Fälle behauptet haben, glaube ich hiernach als ein allgemeines Gesetz für die Bildung des thierischen Eies beanspruchen zu dürfen, als einen Typus, der trotz mancher einzelnen Modificationen im Wesentlichen überall derselbe ist.

Ueber den neuesten Versuch von Coste (l. c. p. 155), die Entwickelung des Eies durch endogene Bildung des Keimbläschens und Dotters in

[1]) Ich könnte hier fast alle die Namen derjenigen Physiologen anführen, die sich jemals mit der Untersuchung der Eibildung bei irgend einem Thiere specieller abgegeben haben.

Digitized by Google

einer präformirten Dotterhaut zu erklären, brauche ich kaum noch ein Weiteres zu erwähnen. Der ziemlich apodictischen Behauptung, daß das thierische Ei eben auf diese und keine andere Weise sich entwickele, stehen alle jene zahlreichen, zum Theil gewiß mit eben so viel Geschick als Sorgfalt ausgeführten Untersuchungen entgegen, die in dem voranstehenden Abschnitt zusammengetragen sind und ein Material enthalten, was sich wohl schwerlich in vornehmer Manier ohne Weiteres beseitigen läßt.

Der Entwickelungstypus, den wir hiernach für die Eier festhalten, ist derselbe, nach dem die sogenannten Umhüllungskugeln in Zellen sich verwandeln. Nach der Analogie mit diesen Bildungen scheint es völlig gerechtfertigt, das Ei nach seinem morphologischen Werthe den Zellen anzureihen, den Dotter als Zelleninhalt, die Dotterhaut als Zellenmembran, das Keimbläschen mit dem Keimfleck als Zellenkern und Kernkörperchen zu betrachten.

Es ist das eine Auffassung, die schon von Schwann (mikroskopische Untersuchungen S. 49. 258) herrührt, sich aber damals — zu einer Zeit, in der die Umbildung von Zellenmembranen um Umhüllungskugeln noch unbekannt war — auf die irrthümliche Annahme stützen mußte, daß die Dotterhaut vor dem Dotter vorhanden sei und unmittelbar um das Keimbläschen sich ablagere. Wo man noch heute dieser Ansicht ist, da wird natürlich die Schwann'sche Deutung ohne Weiteres festgehalten, das Ei als eine einfache elementare Zelle gedeutet. Nicht so dagegen von den meisten übrigen Physiologen (Bischoff, Steinlein, Stein u. A.), die das Ei nach dem Beispiele von Henle (Allgem. Anat. S. 185) als eine sogenannte complicirte Zelle auffassen und schon dem Keimbläschen die morphologische Bedeutung einer Zelle vindiciren.

Man wird leicht einsehen, daß es sich hier um eine Frage handelt, die sich nur schwer mit vollkommener Bestimmtheit beantworten läßt, um so schwerer, als die Begriffe von Zelle, Zellenkern u. s. w. heutigen Tages mehr als jemals zu den schwankenden gehören. So viel scheint mir indessen außer Zweifel, daß sich die Eier und Umhüllungskugeln nur mit Zwang unter einem verschiedenen Gesichtspunkte werden auffassen lassen. So lange man die letzteren für elementare Zellen hält — und das geschieht meines Wissens völlig allgemein —, wird man auch die Zellennatur der Eier nicht in Abrede stellen können. In der Organisation der Eier sehe ich kein Hinderniß für eine solche Annahme [1]). Selbst die Größe und Zusammensetzung der Eierstockseier bei den Vögeln und Reptilien scheint mir kein hinreichender Grund, um die Zellennatur derselben in Abrede zu stellen.

Mit diesem letzteren Gegenstande berühre ich einen Punkt, über den neuerlich von Coste (l. c. p. 109 ff.) und H. Meckel (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie III. S. 420) eine sehr abweichende Ansicht ausgesprochen worden ist. Anknüpfend an die Structur und Bildungsgeschichte des Vogeleies, glauben sich Beide durch die Vergleichung mit dem Säugethierei zu der Annahme genöthigt, daß das letztere nicht dem ganzen Vogelei, sondern nur der sogenannten Keimscheibe (oder vielmehr dem von uns als Dotterhof bezeichneten centralen Theile derselben) mit dem Keimbläschen

[1]) Dagegen würde wohl Niemand z. B. in der Müller'schen Beschreibung des Keimbläschens bei Entoconcha mirabilis (über Synapta digitata und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien S. 12) eine Zelle erkennen können.

Digitized by

äquivalent sei [1]). Der zellige Dotter mit seiner äußeren Haut würde hiernach dem Säugethierei vollkommen abgehen [2]). (Nach Coste sollen sich nicht nur die Eier der Vögel und beschuppten Amphibien, sondern auch die der Knorpelfische und der Cephalopoden in angegebener Weise von den Eiern der Säugethiere u. s. w. unterscheiden.)

Es ist allerdings unverkennbar, daß bei dem Vogelei, sowie bei dem Ei der beschuppten Amphibien, in der histologischen Beschaffenheit des Dotterhofes, der zunächst das Keimbläschen umgiebt, und des übrigen Dotters eine große Verschiedenheit obwaltet. Aber es giebt noch eine beträchtliche Anzahl anderer Eier, in denen dasselbe vorkommt. Auch bei den nackten Amphibien, den Knochenfischen und vielen Wirbellosen — nach Wagner sogar bei den Säugethieren — hat der Dotter im Umkreis des Keimbläschens eine abweichende Bildung, wie sich namentlich auf den früheren Stufen der Entwickelung, solange die Eier noch durchsichtig sind, sehr deutlich wahrnehmen läßt. Der centrale Dotter ist feinkörniger und ohne eigentliche Dotterkörperchen, ganz wie bei den Vögeln. Allerdings sind die Gränzen dieses centralen Dotters gewöhnlich weniger scharf, aber darauf können wir natürlich kein großes Gewicht legen. Die einzige auffallende Auszeichnung der Vogeleier besteht dem nach in der Zellennatur ihrer Dotterelemente. Und diese scheint uns nicht so wesentlich, daß wir daraus auf eine besondere morphologische Bedeutung des Dotters zurückschließen müßten. Wir wissen ja, daß der flüssige Bildungsstoff festwerdend nicht immer und ausschließlich die Form einer Zelle annimmt, daß Zellen und körnige Molecule (Sarcode) bei verschiedenen Thieren in demselben Gewebe sich vertreten können. Mit der Kleinheit der Thiere vereinfacht sich der histologische Bau derselben, wer weiß, ob die Bildung des zelligen Dotters nicht auch vielleicht mit der Größe der Vogeleier irgend wie zusammenhängt.

Die Entwickelungsgeschichte des Eies bietet keine bestimmteren Anhaltpunkte für die Coste'sche Deutung. Sie zeigt uns nur, daß der körnige Dotterhof des Vogeleies vor dem zelligen Dotter entstehe, aber das gilt in derselben Weise für die zunächst im Umkreis des Keimbläschens abgelagerten Dotterschichten eines jeden Eies.

Anders würde sich diese Frage freilich gestalten, wenn die Angabe von Meckel begründet wäre, daß der Dotterhof des Vogeleies mit einer besonderen Membran sich umgebe und durch diese gegen die weiteren Umlagerungen sich abgrenzte. Mir ist es nicht gelungen, wie ich schon oben erwähnte, mich von der Existenz dieser Membran zu überzeugen. Von anderen Seiten ist aber die Meckel'sche Angabe bis jetzt noch nicht bestätigt und deshalb glaube ich denn, daß wir einstweilen immer noch getrost die äußere Hülle des großen Dotters im Vogelei als eine wirkliche Dotterhaut ansehen dürfen, zumal sich dieselbe histologisch in der That durch Nichts von der Dotterhaut der übrigen Thiere unterscheidet. Mit dieser Deutung fällt aber die Behauptung von Coste und Meckel. Was unter der Dotterhaut, zwischen ihr und dem Keimbläschen liegt, ist morphologisch in allen Fällen dieselbe Masse, mag ihre histologische Beschaffenheit auch noch so verschieden sein.

---

[1]) Schon Tiedemann sagt übrigens, daß er nur die Keimscheibe des Vogeleies »für das eigentliche Eichen (ovulum)« halten könne. Vgl. Zoologie III. S. 97.

[2]) Nach H. Meckel soll der gelbe (zellige) Dotter des Vogeleies morphologisch dem Corpus luteum der Säugethiere entsprechen, indessen scheint mir die verschiedene Bildung dieses Körpers (Besitz von Blutgefäßen u. s. w.) eine solche Annahme

Digitized by Google

b. Vom Samen.

Zusammensetzung und Formelemente des Samens im Allgemeinen.

Wie die Eier das Product der weiblichen Zeugungsthätigkeiten sind, so ist der Samen (semen, sperma) das der männlichen. Beide stehen zu dem Organismus, der sie hervorbringt, in derselben physiologischen Beziehung; beide sind auch, wie wir wissen, durch die specifische Art ihrer Leistungen zu einem gemeinsamen Zusammenwirken auf einander angewiesen. Die Production von Samen setzt in allen Fällen die Anwesenheit von Eiern voraus, und umgekehrt bedarf das Ei der befruchtenden Einwirkung des Samens, wenn es seine Aufgabe erfüllen soll. Allerdings hat man eine lange Zeit hindurch behauptet, daß die niederen wirbellosen Thiere (Polypen, Quallen, Stachelhäuter u. a.) ausschließlich weiblichen Geschlechts (sogenannte eingeschlechtliche Thiere) seien und ohne Befruchtung sich aus Eiern entwickelten, aber durch die sorgfältigen neueren Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse dieser Geschöpfe (von Wagner, v. Siebold, Milne Edwards u. A.) sind wir eines Besseren belehrt worden. Mit Bestimmtheit dürfen wir heute behaupten, daß die Production des Samens in der Thierwelt eben so allgemein verbreitet sei, wie die der Eier.

Der thierische Samen ist eine gallertartige oder doch dickliche, zähe Substanz von weißer Farbe und einem ziemlich ansehnlichen specifischen Gewichte[1]). Seine Reaction ist neutral oder schwach alkalisch. Er gerinnt in Alkohol und vertrocknet an der Luft, gleich dem thierischen Schleime, zu einer halb durchsichtigen, festen Masse.

Histologisch besteht der Samen aus einer dicht gedrängten Menge mikroskopisch kleiner Körperchen, die durch eine sehr charakteristische Form und eine überraschende, mehr oder minder lebhafte Beweglichkeit sich auszeichnen und in einer wasserhellen Flüssigkeit suspendirt sind. Bei dieser Zusammensetzung erklärt sich auch die weiße Farbe des Samens. Sie ist ein optisches Phänomen, das nach bekannten physikalischen Gesetzen überall unter ähnlichen Verhältnissen (auch bei manchen anderen thierischen Säften, der Milch, dem Chylus, Eiter u. s. w.) wiederkehrt.

In dem reifen, befruchtungsfähigen Samen ist die Samenflüssigkeit (liquor seminis) nur in äußerst geringer Menge vorhanden[2]). Sie ist kaum mehr, als das gemeinschaftliche Bindemittel der zahllosen Samenkörperchen und selbst unter dem Mikroskope oftmals nur mit Mühe wahrzunehmen, obgleich wir in Essigsäure, Alkohol und anderen Reagentien, die sie gerinnen lassen, ein geeignetes Mittel besitzen, um sie zur Anschauung zu bringen.

unmöglich zu machen. Viel eher könnte man den Dotter mit dem Inhalte des Graaf'schen Follikels vergleichen.

[1]) Der penetrante, gefeilten Knochen ähnliche Geruch des ejaculirten Samens bei einigen höheren Wirbelthieren, namentlich dem Menschen (der auffallender Weise auch den — männlichen — Blüthentheilen mancher dicotyledonischen Gewächse, Berberis vulgaris, Hedera helix, Castanea vesca u. a., eigen ist) kommt auf Rechnung der dem Samen beigemischten fremden Flüssigkeiten. Reiner, aus dem Hoden oder dem Vas deferens genommener Samen ist ohne besonders merklichen Geruch.

[2]) Natürlich gilt dieses zunächst nur für den Inhalt des Hodens und Samenleiters, nicht für den ejaculirten Samen, dem bekanntlich auf dem Wege nach Außen gewöhnlich noch mancherlei fremde Flüssigkeiten beigemischt werden.

Digitized by Google

In den meiſten niederen Thieren (den Inſecten, Polypen, Nematoden u. a.) ſcheint ſie ſogar vollſtändig zu fehlen. Der Samen dieſer Thiere iſt ein ausſchließliches Aggregat geformter Elemente.

Bei ihrer Durchſichtigkeit und Homogeneität iſt die Samenflüſſigkeit natürlich kein Gegenſtand einer weiteren mikroſkopiſchen Unterſuchung. Wohl aber iſt ſie der chemiſchen Analyſe zugänglich, da ſie durch Auswaſchen und Filtriren von den Samenkörperchen ſich abtrennen und iſolirt darſtellen läßt. Nach den Unterſuchungen von Frerichs beſteht dieſelbe (Todd's Cyclop. of Anat. and Physiol. Vol. IV. p. 540) bei dem Karpfen, Froſch, Huhn, Kaninchen aus einer dünnen Löſung von Schleim mit Chlornatrium und einigen ſchwefel- und phosphorſauren Alkalien. Vor der Zeit der vollen Reife enthält die Samenflüſſigkeit auch Eiweiß, das an Menge jedoch allmälig immer mehr abnimmt und endlich vollſtändig verſchwindet.

Die Samenkörperchen (corpuscula seminis) oder Samenfäden (fila spermatica), die in dieſer Flüſſigkeit ſuspendirt ſind, ſchließen ſich (gleichfalls nach Frerichs) in ihrer chemiſchen Zuſammenſetzung an die Epithelialgebilde und Horngewebe des thieriſchen Körpers an. Sie beſtehen im ausgebildeten Zuſtand — vorher zeigen ſie eine eiweißartige Beſchaffenheit — aus einer eigenthümlichen Proteinverbindung[1]), dem Mulder'ſchen Proteinbioxyd, mit einer ziemlich anſehnlichen Menge von Fett (4 Proc.) und phosphorſaurem Kalk (5 Proc.), auch freiem Phosphor.

Das allgemeine Vorkommen der Samenkörperchen in dem ausgebildeten Samen der Thiere iſt erſt in der neueren Zeit, namentlich durch die umfaſſenden Unterſuchungen von Wagner (Fragmente zur Phyſiologie der Zeugung in den Abhandl. der mathemat. phyſik. Claſſe der Königl. Baier. Akademie der Wiſſenſchaft. Bd. II. 1837) und v. Siebold (Müller's Archiv für Phyſiolog. 1836. S. 232. 1837. S. 381), mit Beſtimmtheit nachgewieſen worden. Es giebt kein zeugungsfähiges Thier, bei dem dieſe Körperchen in dem Sperma fehlten, wohl aber eine Anzahl von Arten, in denen dieſelben, wie wir bereits erwähnt haben, ohne weitere Beimiſchungen die ganze Samenmaſſe zuſammenſetzen. Mit Recht dürfen wir unter ſolchen Umſtänden ſchon vom hiſtologiſchen Standpunkte aus die Samenkörperchen als die weſentlichſten Elemente des Samens anſehen.

Außer den genuinen Samenkörperchen hat man in dem thieriſchen Sperma auch noch ſogenannte Samenkörner (granula seminis) als beſondere Beſtandtheile unterſcheiden wollen. Allein die kleinen granulirten Kügelchen, die man mit dieſem Namen bezeichnete, ſind weder conſtant (fehlen namentlich im reifen Samen vieler niederen Thiere), noch auch überhaupt gewiſſe eigenthümliche Elemente. Sie ſind bloße Entwickelungszellen, die wir ſpäter, bei der Bildungsgeſchichte der Samenfäden, noch näher kennen lernen werden.

Die erſte Entdeckung der Samenkörperchen fällt gegen das Ende des ſiebenzehnten Jahrhunderts (in das Jahr 1677). Sie gebührt einem deutſchen Studenten, L. Hamm, der in Leiden unter Leeuwenhoek den mediciniſchen Wiſſenſchaften oblag und bei der mikroſkopiſchen Unterſuchung des Samens in dieſem wunderbarer Weiſe eine unzählige Menge lebendig beweglicher Gebilde antraf. Er zeigte ſie Leeuwenhoek, der (Philosoph.

[1]) Auf dieſe Verbindung wird ſich auch wohl der von Vauquelin (Ann. du Mus. T. X, p. 169) dem Samen zugeſchriebene eigenthümliche Stoff (Spermatin) zurückführen laſſen.

Digitized by Google

transact. 1677. Dec. 1678 Jan. und Febr.) den Gegenstand wissenschaftlich verfolgte und schon nach wenigen Monaten der Londoner Akademie darüber eine Reihe interessanter und wichtiger Mittheilungen machen konnte.

Es giebt kaum eine Entdeckung auf dem Gebiete des thierischen Lebens, die ein so allgemeines Aufsehen gemacht hätte, als die Entdeckung dieser beweglichen Samenkörperchen. Jedermann ahnte ihren Zusammenhang mit jenem großen Geheimnisse, dessen Wunder die denkenden Geister aller Zeiten und Nationen beschäftigt hatte. Leeuwenhoek selbst glaubte in den Samenkörperchen die präexistirenden Keime der Thiere gefunden zu haben. Er beschrieb auf das Genaueste, wie dieselben zum Zwecke ihres Wachsthums in das Eichen hineinschlüpften und hier durch Hülfe eines Klappenapparats festgehalten würden. Andere gingen noch weiter und statteten den mikroskopischen Homunculus sogar mit Kopf und Rumpf und Gliedern nach Art der höheren Thiere aus. (Vgl. die sorgfältigen Zusammenstellungen dieser älteren Angaben, Vermuthungen und Beobachtungen in Ehrenberg's großem Werke über die Infusionsthierchen. S. 465.) Auch später, als diese Angaben sich als irrthümlich erwiesen, als die ganze Theorie der präexistirenden Keime gleich einer Nebelgestalt vor dem Licht der objectiven Forschung zerfloß, blieben die beweglichen Elemente des Samens immer noch selbstständige, individuell belebte Geschöpfe. Sie wurden zu Samenthierchen (spermatozoa), die nach Art der Eingeweidewürmer parasitisch im Inneren anderer Thiere vorkommen und von der reifen Samenflüssigkeit sich ernähren sollten. Noch vor wenigen Jahren war diese Ansicht allgemein verbreitet. Die vereinzelten Stimmen, die sich zweifelnd oder verneinend dagegen erhoben, verklangen und wurden vergessen. Die Ueberzeugung von der thierischen Natur der Samenkörperchen war so tief gewurzelt, daß selbst manche geübte und bedeutende Mikroskopiker (Ehrenberg, Valentin, Gerber, Schwann u. A.) sich versucht fühlten, die homogene Substanz derselben zum Sitze einer mehr oder minder zusammengesetzten Organisation zu machen.

Es ist das Verdienst von Kölliker, die Lehre von der selbstständigen thierischen Natur der Samenkörperchen zuerst mit Entschiedenheit [1]) bekämpft, durch physiologische und histologische Gründe widerlegt zu haben (Beiträge zur Kenntniß der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere. 1841. S. 49-77. Die Bildung der Samenfäden in Bläschen. 1846. S. 62-74). Allerdings paradiren die Spermatozoen noch heute unter den Thierformen mancher Zoologen, allerdings giebt es noch heute selbst Physiologen, die an der Animabilität der Samenkörperchen festhalten [2]), aber trotzdem können wir nicht anstehen, diese Ansicht für überwunden und obsolet zu erklären. Außer der chemischen Zusammensetzung, der Homogeneität der Substanz u. s. w. ist es namentlich die Entwickelungsgeschichte und physiologische Bedeutung der Samenkörperchen, die denselben ihre Stelle unter den integrirenden Elementartheilen des thierischen Körpers sichern. Die selbstständige Beweglichkeit hat ihre Beweiskraft schon längst verloren. Sie konnte

---

[1]) Gleichzeitig mit Kölliker und unabhängig von demselben hat auch Lallemand (Ann. des scienc. natur 1841 p. 100) den Ausspruch gethan, daß die sogenannten Spermatozoen keine Thiere, sondern bloße belebte Elementartheile (tissus vivans) seien. Die Beweisführung von Lallemand müssen wir aber als viel weniger scharf und glücklich bezeichnen.

[2]) So namentlich Pouchet, der noch in seiner Théorie posit. de l'ovulation. 1847. p. 321 bei den Spermatozoen der Säugethiere einen Darmcanal mit schlingenförmiger Windung und Mundsaugnapf beschreibt.

Digitized by

als ein Zeichen der thierischen Natur nur so lange gelten, als man berechtigt schien, einen jeden frei beweglichen Körper für ein Thier zu halten. Aber inzwischen haben wir erfahren, daß es auch eine Anzahl frei beweglicher Elementartheilchen giebt, und unter diesen einige (die Flimmerzellen), die sich in vielfacher Beziehung eng an die Samenkörperchen anschließen. Selbst das Pflanzenreich bietet uns heute in den Schwärmsporen u. s. w. zahlreiche Beispiele frei beweglicher Gebilde.

Die Samenkörperchen [1]) der Thiere sind übrigens keineswegs von übereinstimmender Gestalt. Sie zeigen vielmehr mancherlei auffallende Verschiedenheiten, die in der Regel für die einzelnen größeren und kleineren natürlichen Abtheilungen, für Classen und Familien, ja mitunter selbst für die Gattungen und Arten sehr charakteristisch sind, bei näherer Betrachtung sich indessen fast alle auf eine gemeinsame Grundform zurückführen lassen. Diese Grundform der Samenkörperchen ist die lineare Form eines Haares mit einem verdickten (vorderen) und einem zugespitzten (hinteren) Ende, mit einem sogenannten Kopfe und Schwanze.

Durch ein verschiedenes Verhältniß dieser beiden Theile zum Körper, durch eine abweichende Bildung und Entwickelung namentlich des Kopfes u. s. w. entstehen die zahlreichen Modificationen der Haarform, die wir später bei der speciellen Betrachtung der Samenkörperchen kennen lernen werden. Bald ist der Samenfaden (oder ein Theil desselben) gestreckt, bald korkzieherartig gewunden; bald ist die Grenze zwischen Kopf und Körper ganz allmälig vermittelt, bald schroff und abgesetzt; bald hat der Kopf eine cylindrische, bald eine ovale und kuglige oder mandelförmige Gestalt u. s. w.

Außer diesen gewöhnlichen, ich möchte fast sagen, regelmäßigen Formen der Samenkörperchen giebt es aber auch noch andere, die sich nicht ohne Weiteres auf die lineare Grundgestalt zurückführen lassen [2]). Wir werden dieselben später (bei den Krebsen, Spinnen, Tausendfüßlern und Rundwürmern) noch specieller zu berücksichtigen haben. Einstweilen wollen wir nur hervorheben, daß dieselben meist als kern- oder zellenartige Bildungen erscheinen.

Der Unterschied dieser Samenkörperchen von den gewöhnlichen Samenfäden beschränkt sich übrigens nicht bloß auf die Eigenthümlichkeit ihrer Gestaltung. Er spricht sich auch in der Abwesenheit jener freien und selbstständigen Beweglichkeit aus, die den ersten Beobachtern unwillkürlich die Ueberzeugung von der thierischen Natur der Samenelemente aufdrängte.

Um die Phänomene der Bewegung bei den Samenfäden gehörig zu beobachten, muß man das Sperma mit irgend einer indifferenten (am besten einer thierischen) Flüssigkeit verdünnen. Im unverdünnten Samen sieht man gewöhnlich nur ein buntes Gewimmel, als wenn sich die Fäden mühsam in der zähen Masse auseinander wirren wollten, wie R. Wagner (Physiologie 3. Aufl. S. 19) so bezeichnend es ausdrückt. Sobald man aber einen Tropfen von Blutserum oder dergleichen hinzubringt, wird diese Be-

[1]) Die von Duvernoy herrührende Bezeichnung der Samenkörperchen als »Spermatozoiden«, die an die älteren Ansichten von der Natur dieser Gebilde anknüpft, haben wir vermieden. Schon Kölliker (Bildung der Samenfäden S. 60) hat sich gegen diese Benennung ausgesprochen. Um dieselbe zu rechtfertigen, bezieht man sich auf die »Thierähnlichkeit« der Samenkörperchen, aber worin besteht diese z. B. bei den Samenkörperchen der Nematoden oder Juliden?

[2]) Es ist gewiß eine irrthümliche Behauptung (von Kölliker, Steenstrup u. A.), daß die ausgebildeten Samenkörperchen aller Thiere fadenförmig seien.

Digitized by Google

wegung lebhafter, öfter im Momente, öfter allmälig. Einzelne Fäden zucken ein paar Mal, drehen sich um ihre Achse, schlagen mit dem Schwanze, schnellen das Kopfende vorwärts und schwimmen nach allen Richtungen auf dem Gesichtsfelde umher. Die Bewegung theilt sich immer mehreren und mehreren mit; da und dort regt sich eine ganze Gruppe gleich Anfangs, oder es bewegen sich nur einzelne unter vielen, die scheinbar regungslos sich verhalten, es zuweilen auch bleiben, in anderen Fällen aber gleichfalls allmälig ihre Bewegungen beginnen. Es kann kein Zweifel darüber obwalten, diese Bewegungen sind wirkliche selbstständige Bewegungen, nicht etwa durch hygroskopische oder andere äußere physikalische Einflüsse hervorgebracht.

Aber nicht bei allen Geschöpfen sind die Bewegungen der Samenfäden so auffallend, so frei und thierähnlich, wie wir es hier (nach R. Wagner) beschrieben haben. Unsere Darstellung paßt zunächst nur (vgl. Kraemer, de motu spermatozoorum. Dissert. inaugur. Gotting. 1842) für die Samenfäden der Säugetbiere.

Schon bei den Vögeln und Amphibien vereinfachen sich diese Bewegungen, bis sie bei den niederen Thieren endlich alle Aehnlichkeit mit einer willkürlichen[1]) Locomotion verlieren und durch Einförmigkeit und Regelmäßigkeit an die bekannten Bewegungen der Schwärmsporen und Flimmerhaare sich anschließen. Man kennt Samenfäden, die schnurgerade, in derselben Richtung fortrücken und nur bei einem äußeren Hemmniß nach den Seiten ausbiegen. Bei den schraubenartig gewundenen Formen combinirt sich dieses Fortrücken mit einer raschen Drehung um die Längsachse. Die Bewegung solcher Fäden ist ein beständiges Bohren. Andere Samenfäden, namentlich solche mit kugligem Kopfe, bewegen sich sprungweise, hüpfend und tanzend durch das Gesichtsfeld, während man wiederum bei anderen kaum mehr als ein einfaches Schwingen und Zucken wahrnimmt, ohne daß der Körper dabei seine Lage merklich verändert. Bei den Samenfäden einiger Thiere (der Isopoden und Amphipoden) hat man bis jetzt überhaupt noch gar keine eigenen Bewegungen wahrnehmen können.

Die Schnelligkeit, mit der die Samenfäden den Raum durchmessen, wird bei den einzelnen Arten natürlich sehr wechselnd sein. Henle (Allgem. Anat. S. 954) maß die Schnelligkeit frischer menschlicher Samenfäden und berechnete die Zeit, in der dieselben 1 Par. Zoll zurücklegen, auf $7\frac{1}{2}$ Minute. Nach den Messungen von Krämer würden sie hierzu eine längere Zeit (9—22 Min.) gebrauchen.

Das locomotorische Mittel der Samenfäden ist der haarförmige Körper mit dem Schwanzende. Der sogenannte Kopf ist in der Mehrzahl der Fälle unbeweglich. Nur da, wo derselbe eine beträchtlichere Länge und eine cylindrische Gestalt hat (bei den Hühnervögeln, Fröschen u. a.), bemerkt man dann und wann an ihm eine bogenförmige Krümmung, die für den Mechanismus der Bewegung jedoch höchstens nur insofern einige Bedeutung zu haben scheint, als sie etwa bestimmend und verändernd auf die Richtung derselben einwirkt.

---

[1]) Das Urtheil über die willkürliche oder unwillkürliche Natur einer Bewegung beruht überhaupt mehr auf dem subjectiven Ermessen, als der objectiven Erscheinung. Wie man einst die Bewegungen der Samenfäden für willkürlich hielt, so zweifelte man lange Zeit auch nicht an der Willkür in den Bewegungen der Schwärmsporen. Selbst losgerissene Fetzen einer Flimmerfläche hat man auf Grund ihrer »willkürlichen« Bewegung oftmals für Thiere gehalten.

Digitized by Google

Die Bewegung des haarförmigen Körpers und Schwanzes erscheint überall da, wo man deutlich beobachten kann, als eine wechselseitig alternirende. Bald schwingt der ganze Körper pendelförmig von der einen Seite nach der anderen, bald bewegt er sich peitschenförmig, bald auch sich schlängelnd durch zahlreiche Wellen, die von vorn nach hinten auf demselben hinkriechen. Uebrigens wollen wir nicht behaupten, daß diese Bewegungsart die einzige sei. Es ist uns im Gegentheil sehr wahrscheinlich, daß daneben in manchen Fällen auch noch die sogenannte hakenförmige und trichterförmige Bewegung vorkomme, die man bekannter Maßen auch bei den Flimmerhaaren unterschieden hat (Valentin, Handwörterb. I. S. 502). Die erstere vermuthen wir (so auch Kölliker, Beiträge u. s. w. S. 66) namentlich bei den hüpfenden Samenfäden (mancher Quallen u. a.), die andere bei denjenigen Formen, die sich unausgesetzt in gerader Richtung fortbewegen. Bei der Zartheit des Schwanzes, der Schnelligkeit der Bewegungen, der Eigenthümlichkeit des mikroskopischen Sehens wird sich dieses aber kaum jemals mit völliger Bestimmtheit entscheiden lassen.

Daß die Verschiedenheiten in der Art (Form, Größe, Stärke) und Schnelligkeit dieser Contractionen auf die jedesmalige Bewegungsweise der Samenkörperchen von größtem Einflusse seien, bedarf keines weiteren Beweises. Indessen dürfen wir darüber nicht vergessen, daß hier auch noch manche andere Momente in's Spiel kommen, besonders jene, die bestimmend auf die Widerstände der Bewegung einwirken. Namentlich gilt dieses von der physikalischen Beschaffenheit des Kopfes, der bei der Bewegung beständig voraus getragen wird. Größe und Schwere, Form und Haltung desselben müssen in Anschlag gebracht werden, wenn wir die Phänomene der Bewegung physikalisch analysiren wollen. Die mechanische Bedeutung dieser Verhältnisse ergiebt sich übrigens schon aus der einfachen Thatsache, daß ähnliche Formen unter den Samenfäden in der Regel auch eine ähnliche Bewegungsweise darbieten. Ich erinnere hier nur an die bohrende Bewegung der Samenfäden mit spiraligem Kopfende, das Hüpfen und Springen der Samenkörperchen mit kugligem Kopfe und zartem fadenförmigen Schwanze u. s. w. Umgekehrt sind die Verschiedenheiten der Form und Haltung bei gleicher Bewegungskraft nothwendiger Weise von einem verschiedenen Effecte begleitet. Dieselbe Kraft, die den Samenfaden der Salamander (oder der Geophilusarten) im ausgestreckten Zustande gerade durch das Gesichtsfeld treibt, dreht ihn im Kreise herum, wenn er, gleich einer Uhrfeder, in einer flachen Spirale aufgewunden ist.

Wo die Samenkörperchen in dichtgedrängter Masse so eng neben einander liegen, daß sie einzeln keine freie Ortsbewegung vornehmen können, da beobachtet man bei manchen Thieren (namentlich dem Regenwurm) statt eines ungeordneten, bunten Gewimmels mitunter ein regelmäßiges Wogen, als wenn die Bewegungen des einen Fadens den anliegenden Elementen sich mitgetheilt hätten. Es ist ein eigenthümlich schöner Anblick, durch den man unwillkürlich an ein bewegtes Kornfeld erinnert wird. Eine andere, noch regelmäßigere Totalbewegung (vgl. v. Siebold in Müller's Arch. 1836. S. 19) zeigen die Samenfäden auch dann mitunter, wenn sie — wie es bei manchen Thieren auf einer gewissen Bildungsstufe constant der Fall ist — bündelweise unter einander vereinigt sind. Jeder einzelne Faden schlängelt sich, ohne seinen Zusammenhang mit den übrigen aufzugeben, wiederholt von dem einen Ende bis zum anderen; die Bewegungen der einzelnen Fäden eines Bündels harmoniren miteinander, und so scheint es nun,

Digitized by Google

als ob eine Reihe von Wellen nach einander an dem Bündel herabliefe. In ähnlicher Weise zeigen ja auch die Flimmerhaare einer zusammenhängenden Fläche oder einer einzigen Zelle eine gewisse Harmonie in ihrer Bewegung.

Daß die locomotorische Fähigkeit der Samenfäden für die physiologische Bedeutung derselben von höchstem Werthe sei, darüber kann kein Zweifel obwalten. Wir brauchen uns nur daran zu erinnern, daß die Entwickelung des Eies zu einem Embryo in allen Fällen den Contact des Samens voraussetzt, um zu der Einsicht zu gelangen, daß durch die Bewegungsfähigkeit der Samenfäden die Möglichkeit der Befruchtung beträchtlich erhöhet werde.

Fragen wir nach den letzten Ursachen dieser Bewegungen, so können wir solche nur in einer Molekularveränderung des beweglichen Körpers selbst finden. Die Bewegungen des Samenfadens sind an eine Umsetzung in der Substanz desselben gebunden und nur bei einer gewissen chemischen Mischung möglich. Daß diese Mischung erhalten werden muß, wenn der Samenfaden seine Beweglichkeit nicht verlieren soll, versteht sich von selbst. Gleich den Muskelfasern und übrigen Elementartheilchen des thierischen Körpers wird sonder Zweifel auch der Samenfaden mit seiner Umgebung in einer Wechselbeziehung stehen, Stoffe aus derselben aufnehmen und andere abgeben.

Den Tod des Mutterthieres überleben die Samenfäden nur eine Zeitlang, bei den warmblütigen Thieren nur einige Stunden [1]), bei den kaltblütigen, namentlich den Wasserbewohnern (Fischen, Fröschen), mehrere Tage [2]). Dasselbe gilt von der Entfernung der Samenkörperchen aus ihren Organen, vorausgesetzt, daß die neuen Verhältnisse nicht etwa besondere günstige oder schädliche Bedingungen darbieten. In den weiblichen Theilen z. B. bleiben die Samenfäden der Säugethiere und Vögel 6—8 Tage und darüber, die der Insecten und Gasteropoden selbst viele Wochen und Monate hindurch beweglich, wie wir später noch weiter kennen lernen werden.

Verhalten der Samenfäden gegen äußere Einflüsse und Reagentien. Die thierischen Flüssigkeiten üben in der Regel auf die Bewegungen der Samenfäden keinen Einfluß aus (vgl. Donné, nouv. expér. sur les animalc. spermat., sowie Wagner und Krämer ll. cc.). Beobachtet man ja einmal das Gegentheil — namentlich bei dem Zusatz von Speichel, Harn, Galle — so rührt das wohl nur von vorwaltender Säure und Alkalescenz her [3]).

Ebenso indifferent verhalten sich auch Zucker- und schwache Salzlösungen. Der Zusatz von gewöhnlichem Regen- oder Brunnenwasser bringt dagegen in der Regel sehr gewaltsame Erscheinungen hervor, turbulente Bewegung, Zuckungen, Oesenbildung und schließlich den Tod (v. Siebold in Müller's Arch. 1836. S. 19). Besonders gefährlich ist der Zusatz dieser Flüssigkeit für die langen und zarten haarförmigen Samenfäden der Insecten, Gasteropoden u. s. w., weniger für die der Reptilien und Säugethiere,

---

[1]) Wagner (Physiologie S. 23) fand bei Säugethieren in manchen Fällen nach 24 Stunden, bei einer Lerche einmal nach 18 Stunden noch Bewegungen.

[2]) Noch am sechsten Tage nach dem Tode sah ich bei den Barsch bewegliche Spermatozoen.

[3]) Donné macht darauf aufmerksam, daß dieses namentlich auch für den Schleim des Uterus und der Vagina gelte; ein Umstand, der für manche Fälle von Unfruchtbarkeit bei Weibern wohl zu beachten sein möchte.

Digitized by Google

am wenigsten endlich für die der Flußmuscheln und anderer Geschöpfe, bei denen der Act der Befruchtung, wie bei diesen, ohne Begattung im Süßwasser vor sich geht. Diese Verschiedenheiten können uns nicht überraschen, wenn wir nur bedenken, daß die Erscheinungen, um die es sich hier handelt, wohl weniger die Folge einer chemischen, als vielmehr einer physikalischen Einwirkung, daß sie hygroskopische Erscheinungen sind, die bekanntlich in einem hohen Grade von der äußeren Form der betreffenden Objecte bedingt werden.

Die Einwirkung von Reagentien, die zersetzend und alternirend in die chemische Zusammensetzung der Samenfäden eingreifen (vgl. hierüber namentlich Quatrefages in den Annal. des scienc. nat. T. XIII. 1850. p. 111), ist natürlich gleichfalls eine tödtliche. Sie geschieht, wenn die Menge der zugesetzten Substanzen nicht zu gering ist, fast immer augenblicklich. So beobachtet man es nach dem Zusatz von Säuren und kaustischen Alkalien, von Metallsalzen, ätherischen und brenzlichen Oelen, Alkohol, Aether, Jod u. s. w. Es gilt in dieser Hinsicht für die Samenfäden fast genau dasselbe, was für die Flimmerhaare bekannt ist (vgl. Handwörterb. I. S. 520).

Die Intensität dieser Wirkung ist übrigens bei den einzelnen Stoffen außerordentlich verschieden. Um die Samenfäden in 5—10 Minuten zu tödten, bedarf es z. B. einer 5fachen Lösung des gewöhnlichen flüssigen Ammoniaks oder einer 20fachen Lösung von Alkohol, während guter Weinessig schon in 600facher Lösung, und Schwefel- (Salz-) Säure selbst in 2000facher denselben Erfolg hat. $^1/_{2000000}$ Sublimat wirkt eben so kräftig, als $^1/_{30000}$ Alaun und $^1/_{10}$ chromsaures Kali. Wollen wir die Reagentien nach ihrer Einwirkung auf die Samenfäden in eine Scala ordnen, so stehen die Metallsalze oben an. Noch $^1/_{400000000}$ Sublimat soll nach Quatrefages, dem wir die voranstehenden Daten entnommen haben, auf die Samenfäden des Schiffsbohrwurmes von merklichem Einfluß sein. Am schwächsten ist dagegen die Wirkung der Alkalien.

Die Narcotica, denen man früherhin ganz allgemein eine specifische Einwirkung auf die Samenfäden zuschrieb, äußern diese nur dann, wenn sie in chemisch wirkender Auflösung (als salzsaure, schwefelsaure, essigsaure Verbindungen u. s. w.) gewählt werden. Wässerige Solutionen von Morphin, Brucin, Coniin, deren Wirksamkeit vorher an lebendigen Thieren geprüft war, gaben mir niemals ein anderes Resultat, als der Zusatz von reinem Wasser [1]). Wagner und Kölliker haben dasselbe beobachtet.

Der elektrische Strom hat nur insofern einen Einfluß auf die Samenfäden, als er mit elektrolytischen Erscheinungen verbunden ist. Nur an den Polen der Elektroden, namentlich dem positiven, beobachtet man bei Application desselben einen Stillstand in den Bewegungen. Nach Prévost und Dumas soll übrigens auch der elektrische Funken die Beweglichkeit dieser Gebilde aufheben.

Der Einfluß der Temperatur ist bei den Samenfäden der warm- und kaltblütigen Thiere in einiger Hinsicht verschieden, indem die letzteren weit beträchtlichere Schwankungen ohne Nachtheil zu ertragen im Stande sind.

---

[1]) Das Verhalten der Schwärmsporen gegen chemische Reagentien ist, wie ich bei Chlamydococcus pluvialis vielfach gesehen habe, ganz dasselbe, wie das der Samenfäden. Sie verlieren, gleich diesen, in Säuren, Alkalien, Mineralsalzen, Jod u. s. w. ihre Beweglichkeit, bleiben in wässerigen Lösungen narcotischer Gifte aber völlig unversehrt.

Digitized by Google

Während die Bewegungen der menschlichen Samenfäden schon bei + 10° R. allmälig abnehmen [1]) und gänzlich aufhören, sobald dieselben nur eine Minute lang mit Schnee bedeckt werden (Krämer), bleiben die Samenfäden des Barsches noch bei — 2° R. beweglich (Wagner). Ebenso die Samenfäden von Planorbis, nachdem sie 5 Minuten lang in Wasser von 0,8° R. gehalten waren (Kölliker). Die höheren Temperaturgrade wirken dagegen bei den Samenfäden des Menschen und Frosches auf dieselbe Weise. Eine Wärme von + 35—38° R. bringt noch keinen erheblichen Einfluß hervor. Aber schon bei etwa +43—45° hören in beiden Fällen die Bewegungen auf.

Ist die Bewegung der Samenfäden einmal vollständig (durch chemische Reagentien, Hitze und Kälte, oder auch nur durch Eintrocknen) aufgehoben, so gelingt es auf keinerlei Weise, dieselbe von Neuem zu erregen [2]).

Bau und Bildung der Samenkörperchen in den einzelnen Abtheilungen des Thierreiches.

Die Eigenthümlichkeiten in Form und Bildung der Samenkörperchen haben in gleicher Weise, wie die der Eier, nicht bloß ein histologisches, sondern auch ein physiologisches Interesse. Es knüpfen sich an sie eine Menge von Fragen, die, wenn sie auch heute vielleicht noch unbeantwortet bleiben müssen, dereinst doch jedenfalls auf die Gestaltung unserer Anschauungen von der Natur des Befruchtungsprocesses den größten Einfluß ausüben werden.

Wir betrachten in Folgendem die Form und Bildung der Samenkörperchen nach denselben Hauptabtheilungen des Thierreiches, die wir für die Eierstockseier zu Grunde gelegt haben. Schon im Voraus wollen wir übrigens bemerken, daß der Reichthum an Formen hier noch ungleich größer oder — richtiger vielleicht — augenfälliger erscheint, als bei den Eierstockseiern, obgleich es auch für die Samenkörperchen gilt, daß in verwandten Arten gewisse gemeinschaftliche Züge des Baues wiederkehren. (Die Hauptschriften über die Samenkörperchen der Thiere sind die schon angeführten Abhandlungen von R. Wagner, v. Siebold, Kölliker. Außerdem vgl. man R. Wagner und R. Leuckart Art. Semen in Todd's Cyclop. of Anat. and Physiol. Vol. IV.)

Wirbelthiere.

Säugethiere.

Schon die Gruppe der Säugethiere bietet uns ein Beispiel für die Richtigkeit dieser Behauptung, indem die Samenkörperchen derselben, so viel wir bis jetzt wissen, ganz allgemein nach einem übereinstimmenden Typus gebaut sind (vgl. R. Wagner, Fragmente u. s. w. S. 3). Sie erscheinen

---

[1]) Das rasche Absterben der Samenfäden nach dem Tode der Säugethiere und Vögel kommt offenbar zum größten Theil auf Rechnung der eintretenden Todtenkälte. So kann man schon daraus erschließen, daß dasselbe in den menschlichen Leichen während des Winters viel früher als während des Sommers geschieht. Krämer sah im warmen Zimmer noch nach 60 Stunden Bewegungen an den menschlichen Samenfäden. L. c. p. 27.

[2]) Prevost giebt freilich an, daß die Spermatozoen aus den fest gefrornen Hoden des Frosches nach dem Aufthauen wiederum beweglich würden. Compt. rend. 1840. Nov.

Digitized by Google

als fadenförmige Gebilde mit einem zarten außerordentlich dünnen Schwanzende und einem kurzen, mehr oder minder ovalen und abgeflachten Kopfe. Die Größe derselben ist verhältnißmäßig außerordentlich gering, gewöhnlich $^1/_{40}$ — $^1/_{30}$‴, bei dem Menschen $^1/_{30}$‴, bei der Ratte $^1/_{12}$‴. Der Kopf beträgt davon etwa den hundertsten Theil, oder etwas weniger (bei dem Menschen $^1/_{600}$, bei der Ratte $^1/_{150}$‴).

Die Form dieses Kopfes zeigt übrigens in den einzelnen Arten manche sehr auffallende Verschiedenheiten. Bei den menschlichen Samenfäden ist dieselbe umgekehrt herzförmig, mit zugespitztem, auch stärker abgeflachtem vorderen Ende. Ebenso bei den Samenfäden der Affen, des Igels u. a. Die Köpfe an den Samenfäden des Pferdes haben eine ziemlich ovale, an denen des Hasen und Rehes eine eiförmige, an denen des Hundes eine birnförmige Gestalt, sind aber dabei viel stärker und gleichmäßiger, fast blattartig, abgeflacht. Bei dem Eichhörnchen, dem Meerschweinchen und Maulwurf ist der Kopf löffelförmig, mit einer converen und einer concaven Fläche und kragenförmig übergreifendem, bei dem Maulwurf hakenförmig verlängertem Vorderrande. Aehnlich verhält es sich mit den Samenfäden der Murinen, nur ist der Kopf derselben von den Seiten zugleich mehr oder minder stark zusammengedrückt und mitten auf der concaven Fläche in eine blattförmige, schneidende Firste ausgezogen. In der Seitenlage gleicht der Kopf dieser Samenfäden einem bauchigen Bistouri (Hausmaus) oder einer Sichel (Ratte).

In der Regel liegen die Samenfäden der Säugethiere einzeln und ohne Ordnung durch einander. Mitunter sind sie aber auch zu regelmäßigen Bündeln zusammengruppirt, indem die Köpfe mit ihren ebenen Flächen sich an einander legen oder, bei löffelförmiger Bildung, sich in einander einfügen und die Schwänze parallel nach hinten herabhängen. So namentlich bei dem Menschen, Bären, Kaninchen, Meerschweinchen, bei der Ratte u. s. w.

Die Entwickelung der Samenfäden ist von Kölliker zuerst (Beiträge u. s. w. S. 56) bei dem Meerschweinchen und der Hausmaus, späterhin (Bildung der Samenfäden u. s. w. S. 11) in derselben Weise auch bei einer Anzahl anderer Säugethiere beobachtet worden. Eigene Untersuchungen an dem Hunde, Kaninchen u. s. w. haben im Wesentlichen ein gleiches Resultat geliefert (Art. Semen l. c.). Sie geschieht auf endogenem Wege, in kleinen hellen Bläschen von etwa $^1/_{200}$‴, deren Inhalt nach Zusatz von Wasser u. s. w. sehr bald eine feinkörnige Beschaffenheit annimmt. Bei genauer Untersuchung bemerkt man an vielen dieser Bläschen eine spiralige Zeichnung, den aufgerollten, an der Innenfläche der Wandung eng anliegenden Samenfaden mit verdicktem Kopfende, der offenbar durch Ablagerung aus dem Inhalte entstanden ist. Nie bildet sich in einem Bläschen mehr als ein einziger Samenfaden. Ist die Entwickelung vollendet, so wird derselbe durch Dehiscenz der umgebenden Wandungen frei. Mitunter sieht man Samenfäden, die erst zum Theil, gewöhnlich mit dem Schwanzende, hervorgetreten, sonst aber noch im Inneren ihrer Bildungszelle enthalten sind.

Die meisten dieser Bildungszellen liegen, wenn die Entwickelung der Samenfäden begonnen hat, frei und isolirt in den Drüsencanälen des Hodens neben einander. Vorher sind sie jedoch einzeln oder haufenweise, bis zu 20 und noch mehreren, in besonderen größeren Zellen (von $^1/_{100}$ — $^1/_{40}$‴), die wir fortan mit dem Namen der Keimzellen bezeichnen wollen, eingeschlossen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Mutterbläschen der Samenfäden in diesen Keimzellen ihren Ursprung nehmen, daß sie nach ihrer genetischen Beziehung zu denselben als Tochterzellen zu betrachten seien.

Digitized by Google

Anfangs besitzen diese Tochterzellen, die man zum Unterschiede von den übrigen zelligen Elemente der samenabsondernden Drüsen vielleicht ganz passend als Samenfadenzellen oder Samenzellen κατ' ἐξοχήν benennen könnte, auch einen distincten kleinen (etwa $^1/_{800}$''' großen) Kern, der später, wie es scheint, spurlos verschwindet. Bisweilen beginnt die Entwickelung der Samenfäden in ihren Bildungszellen schon zu einer Zeit, in der die letzteren noch in ihrer Keimzelle eingeschlossen liegen. Es giebt selbst Fälle, in denen die Samenzellen niemals frei werden, sondern nach der Bildung der Samenfäden im Inneren ihrer Mutterzelle sich auflösen. In solchen Fällen kommen nun die Samenfäden vor ihrer späteren Isolation erst eine Zeitlang in den Keimzellen zu liegen. Wo nur eine geringe Anzahl von Samenfadenzellen, 1, 2 oder 3, also auch nur eine geringe Anzahl von Samenfäden in einer solchen Keimzelle vorkommt, da lagern sich diese in unregelmäßigen spiraligen Windungen an die Innenfläche der Zellenmembran. Ist die Zahl derselben aber größer, dann ordnen sich die Samenfäden einer Keimzelle zu einer bündelförmigen Masse parallel neben einander. Auch nach der Auflösung der umhüllenden Membran behalten die Samenfäden in solchen Fällen ihre regelmäßige Anordnung. Sie bilden dann jene freien büschelförmigen Gruppen, deren wir schon vorhin, bei der Betrachtung der Samenfäden, Erwähnung gethan haben.

Ueber die ersten Zustände der Keimzellen wissen wir bis jetzt kaum etwas Sicheres. Nur so viel ist gewiß, daß sie im Anfang, vor der Bildung der Tochterzellen, eine einfache Beschaffenheit haben. Will (über die Secretion des thierischen Samens. Erlangen 1849. S. 19) läßt dieselben durch endogene Bildung um den persistirenden Kern der Epithelialzellen in den Hodencanälen (Secretionszellen Will) entstehen; allein die Entwickelungsformen, die ihm zu dieser Annahme Veranlassung gegeben haben, sind offenbar dieselben, die wir mit Kölliker als ausgebildete Keimzellen mit einer einzigen Samenfadenzelle im Inneren betrachtet und als solche auch vorher erwähnt haben.

Vögel.

Die Samenkörperchen der Vögel (vergl. Wagner, Fragmente u. s. w. S. 8) besitzen eine lineare Form, wie die der Säugethiere, unterscheiden sich von diesen aber durchgehends durch ein langgestrecktes cylindrisches Kopfende, das in der Regel etwa den vierten bis sechsten Theil der ganzen Körperlänge ausmacht. Im Allgemeinen ist diese ungefähr dieselbe, wie bei den Säugethieren, $^1/_{60}$—$^1/_{40}$'''. Doch giebt es unter den Singvögeln auch Arten mit längeren Samenfäden, wie namentlich die Fringilliden, bei denen dieselben gewöhnlich zwischen $^1/_{20}$''' (Sperling) und $^1/_6$''' (Fink) schwanken.

Nach der Form und Bildung des Kopfes kann man unter den Samenfäden der Vögel zwei Typen unterscheiden. Der eine Typus, den wir nach seiner allgemeineren Verbreitung als den normalen ansehen, der sich namentlich bei den sogenannten Nesthockern (mit den Tauben, Reihern, Möwen), den Raub- und Klettervögeln vorfindet, besitzt einen langgestreckten, geraden Kopf mit abgestutztem vorderen und hinteren Ende. Bei den Samenfäden des zweiten Typus, der sich auf die echten Singvögel zu beschränken scheint, ist der Kopf dagegen nicht nur nach den Enden zu allmälig verdünnt, sondern namentlich auch durch einige korkzieherförmige Spiralwindungen ausgezeichnet. Zahl und Abstand dieser Windungen wechselt nach den einzelnen Arten und Familien. Die größte Zahl, bis gegen 10, findet man bei den

Digitized by Google

Droſſeln und Meiſen, die kleinſte, 3 — 4, bei manchen Fringilliden. Uebrigens ſcheinen ſich hier auch manche individuelle Verſchiedenheiten kund zu thun, namentlich in der Ausprägung der hinteren Windungen, die ganz allgemein an Umfang allmälig hinter den vorderen zurückbleiben. So namentlich bei den Droſſeln und übrigen Arten mit einer langgezogenen Spirale. Bei den Würgern, deren Windungen durch eine bei Weitem dichtere Anlagerung ſich auszeichnen, ſcheinen ſolche Abweichungen von der Normalzahl (4 — 5) viel weniger häufig zu ſein.

Der Unterſchied dieſer beiden Typen erſtreckt ſich auch auf die Gruppirung der Samenfäden in den Hodencanälchen. Während die Samenfäden des erſten Typus faſt immer ohne beſtimmte Ordnung unregelmäßig durch einander liegen oder höchſtens hier und da (ich beobachtete ſolches bei der Taube und dem Haushuhn) zu einem loſen, mannigfach verſchobenen Bündel zuſammengruppirt ſind, trifft man dagegen bei den Singvögeln ganz conſtant die ſchönſte Bündelbildung. Die einzelnen parallelen Fäden eines ſolchen Bündels ſind in eine gemeinſchaftliche gelatinöſe Maſſe eingebettet, die beſonders deutlich am Kopfende hervortritt und hier nicht ſelten von einer membranöſen Hülle kappenförmig bedeckt wird.

Trotz dieſer Verſchiedenheiten iſt die Entwickelung der Samenfäden (vergl. Kölliker, Bildung der Samenfäden u. ſ. w. S. 16, Wagner und Leuckart l. c.) in allen Fällen dieſelbe und im Weſentlichen übereinſtimmend mit der Entwickelung bei den Säugethieren. Ein jeder Faden nimmt auch hier in einer eigenen Samenzelle ſeinen Urſprung, wie man beſonders leicht und deutlich bei dem Haushahn beobachten kann. Erſt nach der vollſtändigen Entwickelung werden die Samenfäden durch Dehiscenz der Bildungszellen frei. Nur darin findet ſich ein Unterſchied von den Säugethieren, daß die Keimzellen, in deren Innerem die Samenfadenzellen gebildet werden, bei den Vögeln länger perſiſtiren, vielleicht ſelbſt niemals vor der Ausbildung der Samenfäden verſchwinden. Daher kommt es denn auch, daß die Samenfäden der Vögel weit häufiger, als die der Säugethiere, zu mehreren von einer gemeinſamen blaſigen Hülle, der perſiſtirenden Keimzelle, umſchloſſen angetroffen werden.

Im Allgemeinen iſt die Zahl der Samenzellen, die durch endogene Bildung in einer gemeinſchaftlichen Mutterzelle entſtehen, bei den Vögeln mit geſtreckten Samenfäden geringer, als bei den Singvögeln. Daß in dieſem Umſtand aber der einzige Grund für die vorher angeführte Verſchiedenheit in der Gruppirung gelegen ſei, möchten wir um ſo mehr bezweifeln, als auch bei dem Hahn u. a. bisweilen 9 — 12 — 16 Samenzellen in derſelben Keimzelle vorkommen, ohne daß die daraus hervorgehenden Samenfäden jemals ſich in regelmäßige Bündel an einander legen.

In früherer Zeit glaubte Wagner (Müller's Archiv 1836. S. 225, Lehrbuch der Phyſiol. S. 25), daß die bündelförmig zuſammengruppirten Samenfäden der Singvögel nicht einzeln in den Samenzellen, ſondern als zuſammenhängende Bündel unmittelbar in der cyſtenförmigen Keimzelle gebildet würden. Es iſt wahr, die Beobachtung der wirklichen Entwickelung iſt hier weit ſchwieriger, als z. B. bei dem Huhn oder der Taube, aber dennoch gelingt es mitunter, die Samenfäden einzeln in ihren Bildungszellen mit Beſtimmtheit wahrzunehmen. Die Spiralwindungen des Kopfendes ſcheinen ſich übrigens wirklich erſt im Inneren der Keimzelle zu bilden, hier wenigſtens ihre ſpätere Beſtimmtheit und Regelmäßigkeit anzunehmen. Eine Zeitlang liegen die Samenfädenbündel der Singvögel mit umgebogenem Schwanz-

Digitized by Google

ende im Inneren der Keimzelle. Später strecken sich dieselben und dann zerreißt die Umhüllung, so daß die feinen Enden der Samenfäden hervortreten. Der Rest der Cyste bleibt länger und bildet jenen kappenartigen Aufsatz an dem Kopfende der Samenfädenbündel, den wir vorher erwähnt haben. Die zähe Verbindungsmasse zwischen den Samenfäden scheint der übrig gebliebene Inhalt der Keimzelle zu sein.

Amphibien.

Bei den Samenkörperchen der Amphibien finden wir im Allgemeinen dieselbe Grundform, die wir eben bei denen der Vögel beschrieben haben, einen langgestreckten cylindrischen Kopf und einen haarförmigen Körper mit dünnem Schwanzende. Auch die Größe und Proportion der einzelnen Abschnitte ist ziemlich übereinstimmend. Wie es nun aber unter den Amphibien Samenfäden von viel ansehnlicherer Größe giebt — bis zu $^1/_6$‴ und darüber (Coluber natrix $^1/_{25}$‴, Pelobates fuscus $^1/_{25}$‴, Salamandra maculata $^1/_{10}$‴, Triton $^1/_6$‴), so kommen auch unter ihnen mancherlei höchst abweichende und sonderbare Formen vor.

Am einfachsten und regelmäßigsten ist die Bildung der Samenfäden bei den beschuppten Amphibien, die ganz allgemein, wie es scheint, mit wenigen und untergeordneten Modificationen die Samenfadenform der Nesthocker u. s. w. wiederholen. Ebenso verhalten sich unter den nackten Amphibien Rana, Bufo und auch, wie ich sehe, Alytes. Aber schon Pelobates hat (Wagner und Leuckart) Samenfäden mit einem sehr langen, spiralig gewundenen Kopfende, wie die Singvögel, namentlich die Drosseln.

Noch weit eigenthümlicher ist die Samenfadenform der Land- und Wassersalamander [1]). Allerdings unterscheidet man auch bei diesen einen langgestreckten Kopf und einen haarförmigen Körper, wie bei den Fröschen, aber beide Theile zeigen manche auffallende Verhältnisse. Der Kopf ist nach vorn allmälig verjüngt und in einen feinen Stiel verlängert, der fast immer mit einem kleinen Knöpfchen oder einem kaum sichtbaren Häckchen endigt. Der übrige Körper ist noch sonderbarer gebildet, mit einem accessorischen, flossenförmigen Undulationsapparate versehen, der senkrecht auf der ganzen Längsachse des Körpers aufsitzt und mit seinem feinen, fadenförmig verdickten Ende in regelmäßigen Wellenlinien hin- und herschwingt [2]). Uebrigens geht dieser undulirende Längskamm nicht etwa ohne Weiteres in die Substanz des Samenfadens über. Er erscheint vielmehr als die Duplicatur einer zarten, structurlosen und durchsichtigen Membran, die den Samenfaden allenthalben dicht umkleidet und somit eine Art Umhüllungshaut darstellt. Durch Zusatz

[1]) Ueber diese vgl. man namentlich die schönen, auch für die Phänomene der Bewegung sehr wichtigen Untersuchungen von J. N. Czermak, über die Spermatozoiden von Salamandra atra in der Uebersicht der Arbeiten und Veränderungen der schlesischen Gesellschaft im Jahre 1848.

[2]) Pouchet, Théorie posit. de l'ovulation p. 305; Czermak, a. a. O. oder Zeitschrift für wissenschaftl. Zoolog. II. S. 350; — den früheren Beobachtern von Spallanzani bis auf die neueste Zeit ist der eigentliche Mechanismus dieses auffallenden Flimmerphänomens, die Anwesenheit eines undulirenden Längskammes, unbekannt geblieben. Die meisten, ich selbst auch (Art. Semen), theilten die irrthümliche (ältere) Ansicht v. Siebold's (Froriep's N. Not. II. S. 281. Nr. 40), daß der Schwanz der Samenfäden spiralig um den Körper zurücklaufe und in fortschreitenden Undulationen begriffen sei.

Digitized by Google

von Wasser gelingt es nicht selten, diese Umhüllungshaut hier oder da vom Körper abzuheben und allmälig sogar in eine einfache kuglige Blase zu verwandeln, die den eigentlichen Samenfaden dann im Inneren einschließt.

Daß auch unter den schwanzlosen Batrachiern solche undulirende Membranen an den Samenfäden vorkommen, davon liefert uns die Unke (Bombinator igneus) ein Beispiel [1]). Bei dem ersten Blick scheinen die Samenfäden dieses Thieres übrigens trotz der hervorgehobenen Uebereinstimmung von denen der Salamander sehr beträchtlich verschieden zu sein. Sie sind nicht bloß viel kleiner ($^1/_{50}$'''), sondern auch von einfacher spindelförmiger Gestalt, ohne Kopf und Schwanz, und in ihrer ganzen Länge mit dem undulirenden Kamme versehen. Bei längerer Untersuchung wird man indessen immer (namentlich nach dem Zusatz von Wasser oder Jod) einzelne Fäden wahrnehmen, die mehr oder minder weit der Länge nach gespalten erscheinen. Man unterscheidet dann einen kürzeren und dickeren Theil und einen längeren und dünneren, von denen ausschließlich der letztere mit dem Längskamm versehen ist. Beide gehen an dem einen etwas stumpferen Ende des spindelförmigen Fadens unter einem spitzen Winkel in einander über. Ich kann in diesen Bildungen kein zufälliges Artefact erkennen, sondern sehe in ihnen den Ausdruck eines bestimmten Organisationsverhältnisses. Der erstere jener beiden Theile scheint mir der Kopf des Samenfadens zu sein, der andere der Körper mit dem Schwanzende, wie bei den Salamandern, von denen sich die Unken dann nur dadurch unterscheiden würden, daß Kopf und Körper des Samenfadens nicht in gerader Linie gestreckt hinter einander liegen, sondern unter scharfem Winkel gebogen neben einander herab verlaufen und durch die gemeinsame, continuirlich über beide Theile ausgespannte Umhüllungshaut in dieser Lage erhalten werden. In der That scheint diese Deutung durch die früheren Entwickelungszustände vollkommen gerechtfertigt zu werden. So lange die Samenfäden der Unke noch in ihren Bildungszellen umschlossen sind, will es mir scheinen, als ob Kopf und Körper derselben hinter einander lägen und einen fortlaufenden bogenförmig gekrümmten Faden darstellten, dessen beide Schenkel erst später an einander sich anlegten.

Samenfadenbündel finden sich in der Classe der Amphibien nur bei den nackten Arten, hier aber — mit Ausnahme von Bombinator, dessen Samenkörperchen ich immer nur einzeln sah — ganz allgemein, wie bei den Singvögeln.

Die Entwickelung (Kölliker, a. a. O. S. 17) geschieht, wie bei den Vögeln und Säugethieren, im Inneren besonderer kleiner Zellen, der Samenzellen, die in geringerer oder größerer Anzahl von den Keimzellen umschlossen sind, häufig auch — und so namentlich bei den Arten mit bündelförmig vereinigten Samenfäden — bis zur völligen Ausbildung der Samenelemente umschlossen bleiben. Bei den beschuppten Amphibien (ich beobachtete Lacerta crocea, Anguis fragilis, Coronella laevis, und kann für diese die Angaben von Kölliker vollständig bestätigen) lassen sich die einzelnen Phasen der Samenfadenbildung leicht und deutlich verfolgen. Namentlich sieht man hier auch

[1]) Die Samenfäden der Unke sind zuerst von Wagner und mir (Art. Semen l. c.) beschrieben, aber — nach der damals noch ziemlich allgemein verbreiteten Ansicht — mit spiralig umgerolltem Schwanzende dargestellt worden. Nach den Mittheilungen von Czermak über die Samenfäden der Salamander konnte natürlich auch hier über den wahren Bau kein weiterer Zweifel sein. Vgl. v. Siebold, Zeitschrift für wissenschaftl. Zoolog. II. S. 356.

Digitized by Google

mit Bestimmtheit die einzelnen Samenfäden im Inneren ihrer Bildungszellen. Unter den nackten Amphibien gelingt solches nur bei Bombinator mit einiger Leichtigkeit, zum Theil vielleicht deshalb, weil die Samenzellen hier schon früh durch Schwund der Keimzellen frei werden. Bei den übrigen Arten sind die Verhältnisse schwieriger zu erkennen, trotzdem aber keineswegs abweichend [1]), wie Kölliker's Beobachtungen am Frosch beweisen, und ich selbst nach eigenen Untersuchungen bestätigen kann.

Was die Umhüllungshaut an den Samenfäden der Salamander und Unken betrifft, so ist es mir sehr wahrscheinlich, daß sie nichts Anderes, als die persistirende Membran der Samenzellen ist, die sich allmälig streckt und der Form des Körpers sich anschmiegt. Dafür spricht auch namentlich die eigenthümliche Veränderung derselben nach Zusatz von Wasser, die besonders leicht an jungen Samenfäden stattzufinden scheint und formell gewissermaßen als eine Rückkehr in den früheren Entwickelungszustand zu betrachten sein möchte.

Fische.

In der Classe der Fische giebt es, nach den natürlichen Gruppen, gleichfalls manche auffallende Differenzen in der Bildung der Samenkörperchen. Es sind vornehmlich zwei Hauptformen, die wir hier zu unterscheiden haben. Die eine derselben, die bei den Haien und Rochen, den sogenannten Plagiostomen, vorkommt, schließt sich an die Samenfäden der Vögel an, und ist eben so wohl durch eine ansehnliche Größe ($^1/_{25}$ — $^1/_{12}$‴), als auch namentlich durch die cylindrische Form und Länge des Kopfes ausgezeichnet. Der Kopf mißt ungefähr ein Drittheil des ganzen Körpers, ist an den Enden verjüngt und in der Regel spiralig gewunden, wie bei den Singvögeln, obgleich die Umläufe der Spirale nach Zahl und Größe mancherlei Verschiedenheiten darbieten. Bei Raja oxyrhynchus beschränken sich die Windungen auf die vordere Hälfte des Kopfes, bei Scyllium canicula fehlen sie gänzlich (Wagner).

Die Knochenfische besitzen sehr allgemein, wie es scheint, eine andere, stecknadelförmige Bildung der Samenfäden, mit kleinem kugligen Körper ($^1/_{300}$ — $^1/_{800}$‴, ja noch kleiner, bei dem Barsche $^1/_{1000}$‴) und einem ziemlich langen, aber außerordentlich dünnen, zarten Schwanzfaden, der nur bei starker Vergrößerung und guter Beleuchtung sichtbar wird. In einigen Arten (Cobitis) zeigt der Schwanzfaden an der Verbindungsstelle mit dem Kopfe eine kleine Verdickung, die wie ein Anhang des Kopfes aussieht und diesem dann eine birnförmige Gestalt giebt (Wagner).

Ueber die Samenfäden der Cyclostomen wissen wir erst wenig. Bei Petromyzon fluviatilis besitzen dieselben einen stabförmigen, $^1/_{150}$‴ langen Kopf und einen sehr dünnen Schwanzfaden. Bei den Samenfäden von Petromyzon marinus ist der Kopf eiförmig (J. Müller). Amphioxus lanceolatus hat Samenfäden von $^1/_{200}$‴, mit außerordentlich kleinem, rundlich elliptischem Kopfe (Kölliker).

Bei den meisten Fischen liegen die reifen Samenfäden ohne Ordnung

[1]) Will (a. a. O. S. 12) läßt die Samenfadenbündel des Frosches freilich noch immer nach dem von Wagner früher für die Singvögel, Frösche u. a. angenommenen Typus (durch Längstheilung eines Anfangs einfachen Wulstes im Inneren derselben Zelle) entstehen.

Digitized by Google

und Zusammenhang isolirt neben einander. Nur bei den Plagiostomen trifft man auf regelmäßige garbenartige Samenfadenbündel, wie wir sie früher schon bei zahlreichen Wirbelthieren kennen gelernt haben.

Die Entwickelung der Fischsamenfäden kennt man mit Sicherheit und Vollständigkeit bis jetzt nur bei den Plagiostomen, über die uns schon vor längerer Zeit Hallmann (Müller's Arch. 1840. S. 467) und Lallemand (Ann. des scienc. natur. 1841. T. XV. p. 257) vortreffliche, von de Martino (ibid. 1846. T. V. p. 173), Kölliker (a. a. O. S. 19), Wagner und Leuckart (l. c.) neuerdings bestätigte und erweiterte Beobachtungen mitgetheilt haben. Der Typus der Entwickelung ist derselbe, den wir schon mehrfach kennen gelernt haben. Die Samenfäden bilden sich einzeln in zelligen Bläschen, die zu mehreren oder zu vielen in größeren Keimzellen eingeschlossen sind. Später liegen die Samenfäden frei in den Keimzellen, bald isolirt und unregelmäßig, bald auch in Bündeln zusammengruppirt; das Letztere aber nur dann, wenn die Zahl der Keimzellen eine größere war. Selbst in demselben Thiere finden sich diese beiden Formen der Anordnung — wohl der schlagendste Beweis, daß sie nur gewissen untergeordneten und unwesentlichen Verschiedenheiten ihren Ursprung verdanken. Ihre völlige Freiheit erlangen die Samenfäden erst mit dem Vergehen der Keimzellen.

Für die Knochenfische läßt sich der Bildungsgang der Samenfäden bis jetzt nur vermuthen. Ich glaube indessen nicht, daß er irgendwie von dem oben geschilderten Vorgang beträchtlich verschieden sei, besonders seitdem ich in dem Hoden der Cyprinen neben den freien Samenfäden dieselben Samenzellen — isolirt und in wechselnder Anzahl von größeren Keimzellen umschlossen — angetroffen habe, die in dem Hoden der übrigen Wirbelthiere vorkommen. Auch in den Geschlechtsdrüsen von Amphioxus fand Kölliker solche Bildungszellen, aber sehr viel kleiner, als bei den übrigen Vertebraten ($^1/_{1000}$ — $^1/_{750}$‴) und haufenweise zu 6—25 zusammengruppirt. Im Anfang sind diese Zellen völlig sphärisch, aber allmälig nehmen sie ein anderes Aussehen an. Sie werden birnförmig, ziehen sich immer mehr in die Länge, zeigen fadenförmige Anhänge und scheinen schließlich je in einen Samenfaden auszuwachsen. Bei der ersten Bildung liegen diese Samenfäden noch bündelartig mit ihren Köpfen zusammen, aber bald lösen sie sich in einen regellosen Haufen auf. Daß man es hier übrigens wirklich mit einem »Auswachsen« der Samenzellen in Fäden zu thun habe, ist nach der Analogie mit den übrigen Wirbelthieren kaum glaublich. Es ist wohl weit wahrscheinlicher, daß sich auch hier im Inneren jeder Samenzelle ein Faden bilde, der bei der Kleinheit und Durchsichtigkeit der betreffenden Objecte sich der Beobachtung entzieht. Die Formveränderung der Samenzellen würde dann nur auf ein Strecken und Hervortreten des eingeschlossenen Samenfadens zurückschließen lassen, und in der That sind diese Vorgänge auch sonst nicht selten bei den Wirbelthieren (namentlich dem Hahn, dem Frosch u. a.) von ähnlichen Formveränderungen begleitet.

Mollusken.

Cephalopoden.

Die ausgebildeten Samenelemente der Cephalopoden erscheinen als lange und dünne Fäden (bei Octopus vulgaris von $^1/_8$‴, in anderen Arten kürzer), mit einem kleinen, mehr oder minder gedrungenen cylindrischen Kopfende. Sie liegen niemals in regelmäßigen Bündeln neben einander und ent-

Digitized by Google

stehen nach den Beobachtungen von Kölliker (a. a. O. S. 56) ganz wie die Samenfäden der Wirbelthiere. Schon in den Bildungszellen, später auch in den Keimzellen lassen sie sich bestimmt und deutlich unterscheiden.

Gasteropoden.

Die Samenfäden der Gasteropoden sind nicht so gleichförmig gebauet, sondern zeigen zahlreiche, zum Theil sehr ansehnliche Verschiedenheiten, die sich alle indessen, wie es scheint, auf zweierlei Typen zurückführen lassen. Der eine dieser Typen charakterisirt sich durch einen dünnen fadenförmigen Körper von etwa $^1/_{50}$‴ Länge und einen scharf begrenzten kleinen (bis $^1/_{500}$‴ großen) Kopf von ovaler oder birnförmiger Gestalt. Es ist der sogenannte stecknadelförmige Typus, den wir schon oben bei den Knochenfischen kennen gelernt haben. Unter den Gasteropoden ist derselbe übrigens keineswegs sehr weit verbreitet. Er findet sich, so viel wir bis jetzt (durch Kölliker, Wagner, von Siebold) wissen, nur bei Chiton und Patella (den sogenannten Cyclobranchiaten), bei Haliotis und Trochus (vielleicht bei allen Rhipidoglossa Trosch.), sowie bei Vermetus und der merkwürdigen Entoconcha mirabilis. Bei letzterer kommt abweichender Weise auch noch am Schwanzende eine lanzettförmige Anschwellung vor (Müller).

Die übrigen Gasteropoden besitzen haarförmige Samenfäden von ansehnlicher Länge, bis zu $^1/_6$‴ und darüber (Lymnaeus stagnalis von etwa $^1/_2$‴, Helix pomatia sogar von reichlich $^3/_4$‴). Allerdings giebt es dabei auch Arten mit kürzeren Samenfäden, Paludina vivipara mit $^1/_{35}$‴, Turbo neritoides mit $^1/_{40}$‴, aber die Zahl derselben ist eben nicht groß und die Länge ihrer Samenfäden immer noch ziemlich beträchtlich. Der vordere Theil dieser haarförmigen Fäden ist ganz allmälig zu einem mehr oder minder langen cylindrischen Körper verdickt und nur am äußersten Ende meistens wiederum zugespitzt. Ob man übrigens diesen Körper etwa als Kopf zu deuten habe, will ich dahin gestellt sein lassen. Jedenfalls besitzen die Samenfäden der Lungenschnecken an ihrem Vorderende noch eine besondere kurze Anschwellung (von $^1/_{600}$‴), die nach einer Seite hin schief zugespitzt, meistens auch etwas Sförmig gebogen ist und um so bestimmter als Kopf zu betrachten sein möchte, als sie gegen den übrigen verdickten Körper sehr deutlich sich absetzt. Bei den Kammkiemern ist der Körper der Samenfäden gewöhnlich gestreckt. Nur bei Paludina vivipara zeigt er spiralige Windungen, wie der Kopf bei den Samenfäden der Singvögel. Aehnliche, aber gewöhnlich kleinere und leichtere Spiralwindungen finden sich auch (Kölliker) an den Samenfäden der Nacktschnecken, der Seitenkiemer, vieler Lungenschnecken u. s. w.

Außer den eben beschriebenen haarförmigen Samenfäden enthält das Sperma von Paludina vivipara auffallender Weise (vergl. Siebold, Müller's Arch. 1836. S. 245; Paasch, Archiv für Naturgesch. 1843. I. S. 99; Leydig, Ztschrft. für wissensch. Zool. II. S. 181) noch andere stäbchenförmige Körperchen von etwa $^1/_{14}$‴, deren eines Ende sich in eine Anzahl zarter Fäden fortsetzt. Es liegt natürlich nahe, diese Gebilde für Entwickelungsformen der ersteren Samenfäden (für Samenfädenbündel) zu halten, und wirklich sind dieselben auch (von Paasch und Kölliker) in diesem Sinne gedeutet worden. Nach den Untersuchungen von Siebold und Leydig kann es indessen kaum zweifelhaft sein, daß diese sonderbaren Gebilde eine eigene zweite Art von Samenkörperchen darstellen. Sie haben nicht nur, wie wir später sehen werden, ihre besondere von den übrigen Samenfäden abweichende

Digitized by Google

Entwickelung, sondern werden auch mit diesen bei der Begattung nach außen entleert. So viel wir wissen, ist übrigens Paludina vivipara das einzige [1]) Thier mit zweierlei Samenkörperchen (selbst Paludina impura hat nur einfache Samenfäden von haarförmiger Gestalt) — ein Umstand, der natürlich das Auffallende und Fremdartige dieser Erscheinung noch bedeutend erhöhen muß.

In früherer Zeit ließ man die Samenfäden der Gasteropoden gewöhnlich durch Verlängerung und Auswachsen von Zellen entstehen, bis Kölliker — zunächst für Helix pomatia — den Nachweis lieferte (Bildung der Samenfäden S. 4), daß dieses Auswachsen nur ein scheinbares sei und durch die Entwickelung der Samenfäden im Inneren bedingt werde. In der That ist es (namentlich bei Helix, Clausilia, Planorbis) eben nicht sehr schwer, von der endogenen Bildung der Samenfäden sich zu überzeugen. Schon bei einer früheren Gelegenheit habe ich mich bestätigend für diese Beobachtungen ausgesprochen. Trotz den zweifelnden Bemerkungen von Reichert (Müller's Arch. 1847. Jahresber. S. 16) muß ich auch heute noch mit Kölliker hierin übereinstimmen. Bei Paludina vivipara glaubt auch Leydig (a. a. O. S. 183) den aufgerollten Samenfaden im Inneren der Bildungszellen gesehen zu haben.

Untersucht man die keimbereitenden Geschlechtsorgane von Helix, so findet man, namentlich im Winter oder Frühling vor Eintritt der Geschlechtsreife, eine Menge ziemlich großer (bis $^1/_{60}$‴) Zellen mit mehr oder weniger zahlreichen — 4 bis 20 — kleinen Bläschen im Inneren (von etwa $^1/_{400}$‴), Gebilde, die augenscheinlich den Keimzellen anderer Thiere entsprechen und nach Kölliker auch bei Turbo, Buccinum u. a. vorkommen. Offenbar sind die eingeschlossenen hellen Bläschen im Inneren der Keimzelle entstanden; sie sind Tochterzellen, die nach Aussehen und Bildung mit den Samenzellen der übrigen Thiere völlig übereinstimmen. Nach einiger Zeit vergeht die äußere umhüllende Membran: die Samenzellen werden frei und bilden dann einen Haufen, dessen einzelne Elemente durch eine größere oder kleinere centrale Masse von kugelförmiger Gestalt zusammengehalten werden. Daß diese kugelförmige Masse keine Zelle sei, ist schon von Kölliker nachgewiesen worden. Sie hat eine gleichförmige Beschaffenheit und besteht aus einer zähen Substanz, die in der That wohl schwerlich etwas Anderes sein möchte, als der Rest des Keimzelleninhaltes, der an der Tochterzellenbildung keinen Antheil genommen hat. Anfangs ist diese Masse in der Regel glashell, aber später treten in ihr einzelne Fettkörnchen von bräunlicher Farbe auf, die allmälig an Menge immer mehr zunehmen. Wie es scheint, ist diese Veränderung nur das Zeichen einer Rückbildung, die Einleitung des späteren Auflösungsprocesses.

Ganz anders verhalten sich aber die peripherischen Bläschen dieses Haufens, die wir oben als Samenzellen bezeichnet haben. Sie wachsen bis zu einer Größe von $^1/_{150}$‴ oder darüber, und wiederholen zum Theil den Proceß der Tochterzellenbildung, durch den sie selbst entstanden sind. Man sieht nicht selten Samenzellen mit zwei, drei, vier und noch mehr Tochterzellen im Inneren, die durch den Besitz eines kleinen Kernes, durch Bläße und Aussehen mit den primitiven Samenzellen völlig übereinstimmen. In diesen

---

[1]) v. Baer (Bullet. de l'acad. impér. de St. Petersbourg 1847. T. V. p. 230) wollte freilich auch bei dem Frosch im Frühling und Herbst verschiedene Samenfadenformen beobachtet haben; allein hier handelt es sich in der That nur um verschiedene Entwickelungszustände.

Digitized by Google

Bläschen nun, die theils einzeln und isolirt auf der Außenfläche der centralen Kugel, theils auch zu mehreren in einer gemeinschaftlichen Mutterzelle eingeschlossen sind, geschieht die Bildung der Samenfäden nach dem bekannten Typus. In jeder Zelle entsteht ein einziger Samenfaden, den man deutlich mit seinen spiraligen Windungen an der Innenfläche der Zellenmembran unterscheidet [1]). Anfänglich behalten diese Zellen auch nach der Bildung der Samenfäden ihre ursprüngliche runde Form, aber späterhin ziehen sie sich immer mehr in die Länge und werden zu elliptischen, lanzettförmigen und spindelförmigen Blasen, so daß man bei oberflächlicher Betrachtung, wenn man den eingeschlossenen Faden übersieht, wirklich eine einfache Zelle in dem Stadium der Verlängerung vor sich zu sehen glaubt. Späterhin platzt die Bildungszelle, der Samenfaden tritt mit seinem Kopfende hervor und befestigt sich an der früheren Anheftungsstelle des Bläschens in der weichen Masse der centralen Kugel. Wo die Bildungszellen zu mehreren in einer gemeinschaftlichen Mutterzelle eingeschlossen waren, kommen die Samenfäden natürlich erst in diese zu liegen. Sonst ist aber der Entwickelungsgang in beiden Fällen derselbe.

Durch die Insertion der Samenfäden an der Centralkugel des primitiven Bläschenhaufens werden nun begreiflicher Weise die Abkömmlinge eines solchen Haufens jedesmal zu einem regelmäßigen schopfartigen Büschel mit einander vereinigt. So lange jene Verbindungsmasse persistirt, bleiben auch diese Büschel, deren einzelne Fäden bald in paralleler Richtung dicht neben einander liegen, bald auch divergirend aus einander weichen. Erst später, während die Verbindungsmasse allmälig sich auflöst, zerfallen die Bündel in ihre einzelnen Elemente.

Daß die Entwickelung der Samenfäden bei den übrigen Gasteropoden mit den eben geschilderten Vorgängen übereinstimmt, werden wir um so weniger bezweifeln können, als man bis jetzt überall, so weit man nur danach gesucht hat, eben so wohl dieselben Samenfadenbündel, als auch dieselben Bläschenhaufen gefunden hat. Allerdings soll in den letzteren mitunter, namentlich bei den Arten mit stecknadelförmigen Samenfäden, die große centrale Kugel fehlen, aber das wird begreiflicher Weise, wenn es sich auch bestätigen sollte, an dem wesentlichen Typus nichts ändern. Es ist immer eine Verbindungsmasse zwischen den einzelnen Elementen des Bläschenhaufens vorhanden, mag sie nun in Form einer größeren und kleineren Kugel, mag sie als formlose Substanz zwischen denselben auftreten. Schon bei den übrigen Gasteropoden ist diese Masse mitunter von unregelmäßiger Gestalt. So beobachtete es z. B. Leydig bei der Entwickelung der gewöhnlichen haarförmigen Samenfäden der Paludina vivipara, die sonst genau, wie bei Helix, vor sich geht. (Leydig erwähnt freilich nicht, daß die Samenzellen nach Schwund der Keimzelle nochmals zum Theil eine neue Zellenbrut auf endogenem Wege hervorbringen, doch das ist jedenfalls sehr wenig wesentlich.)

Die zweite bei Paludina vivipara vorkommende Art Samenkörperchen entwickelt sich gleichfalls aus zusammengehäuften Zellen, die, wie die Samenzellen der gewöhnlichen Form, endogen in Keimzellen gebildet werden (Leydig); Keimzellen und Samenzellen sind hier aber reichlich doppelt so groß als dort, die letzteren auch mit einem viel ansehnlicheren Kerne versehen.

---

[1]) Nach Kölliker (a. a. O. S. 7) entsteht zuerst der Kopf des Samenkörperchens, anfangs eine rundliche oder längliche dicke Masse, die sich erst allmälig verschmälert und die spätere Gestalt annimmt, aber noch vor ihrer vollen Ausbildung mit dem fadenförmigen Anhang sich versieht.

Digitized by Google

Bei der weiteren Umwandlung verlängern sich die Samenzellen zuerst nach einer, dann auch nach der anderen Richtung. Sie verwandeln sich in stäbchenförmige Körper, die von dem immer noch persistirenden Kerne in der Mitte bauchig aufgetrieben werden. Wenn späterhin der Kern allmälig verschwindet und der Körper dabei immer schlanker wird, dann spaltet sich endlich der eine spitz zulaufende Endtheil bis zu der Stelle, die der Kern früher inne hatte, in mehrere zarte Fäden — und das Gebilde hat seine Form vollendet.

Acephalen.

Was zunächst die Blattkiemer betrifft, so zeigen die Samenkörperchen derselben (vgl. namentlich von Siebold in Müller's Arch. 1837. S. 383) eine Stecknadelform. Sie besitzen einen scharf begrenzten kleinen ($^1/_{800}$—$^1/_{350}$''' großen) Kopf von ovaler oder birnförmiger Gestalt und einen zarten und dünnen Schwanzfaden von etwa $^1/_{50}$''', der gewöhnlich nur bei langsamer Bewegung sich deutlich wahrnehmen läßt. Die Samenfäden der Ascidien haben in der Regel, wie es scheint (Kölliker, a. a. O. S. 43), eine ähnliche Form, aber meistens eine beträchtlichere Länge und einen sehr viel größeren Kopf von $^1/_{100}$''' und darüber. In einigen Arten (Cynthia, Amaurucina) finden sich auch einfache haarförmige Fäden ohne abgesetzte Anschwellung am Vorderende. Eben so bei den Salpen.

Die Entwickelung dieser Gebilde geschieht aus kleinen (etwa $^1/_{400}$''' großen) Samenzellen, die (wie ich bei Cyclas sehe, Kölliker auch für die Tunicaten nachgewiesen hat) durch Tochterzellenbildung in größeren Keimzellen ihren Ursprung nehmen und nach dem Schwund derselben frei werden. Bei den Blattkiemern liegen diese Zellen, später auch die Samenfäden, haufenweise neben einander. Die endogene Bildung hat bei der Kleinheit der Samenzellen bis jetzt noch nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden können. Wir wissen nur, daß der Uebergang in die Samenfäden von einer auffallenden Längsstreckung der Bildungszellen begleitet ist, die man in früherer Zeit wohl ohne Weiteres als ein Auswachsen der Zellen in Samenfäden gedeutet haben würde.

Arthropoden.

Hexapoden.

Die ausgebildeten Samenelemente der sechsfüßigen Insecten sind ohne Ausnahme (von Siebold in Müller's Archiv. 1836. S. 30) von einer langgestreckten Haarform. Sie sind Samenfäden im wahrsten Sinne des Wortes, mit einem vorderen verdickten Ende, wie die haarförmigen Samenfäden der Gasteropoden. Ihre Länge ist im Allgemeinen sehr bedeutend, namentlich bei den Käfern und Orthoptern, wo sie nicht selten bis zu 1''' messen. Die kürzesten Samenfäden finden sich bei den Neuroptern, Hemiptern und manchen Diptern (hier und da nur von $^1/_{60}$'''). Sonstige Verschiedenheiten sind außerordentlich selten. Nur an den Samenfäden der Locustinen kennen wir noch eine weitere Auszeichnung, einen eigenthümlichen zweischenklichen Anhang von winkelförmiger Bildung, der dem Vorderende des Fadens, wie die Zunge eines Pfeiles, anhängt. (Vgl. v. Siebold in den Nov. Act. Acad. Caes. Leopold. Vol. XXI. P. 1. p. 251.)

Digitized by Google

Die Bildung der Samenfäden geht auf endogenem Wege vor sich, wie bei den Wirbelthieren u. a., und ist in den meisten Fällen so bestimmt und deutlich zu beobachten, daß wir Allen, die fernerhin etwa noch an dieser Bildungsweise zweifeln sollten, die Untersuchung eines Insectes auf das Dringendste anempfehlen. Schon Siebold hat in seiner Abhandlung über die Samenfäden der Locustinen diese Thatsache bekannt gemacht. Kölliker, Wagner und Leuckart, Will (a. a. O. S. 18) und Meyer (Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. I. S. 189) haben dieselbe bestätigt.

Die Insecten bieten uns übrigens nicht bloß eine günstige Gelegenheit, das Verhältniß der Samenfäden zu ihren Bildungszellen zu erkennen. Es giebt vielleicht kein anderes Thier, das, wie ein Laufkäfer, ein Dytiscus, ein Wasserskorpion oder sonst ein Insect mit fadenförmigem Hoden, im Stande wäre, dem Beobachter ein klareres und übersichtlicheres Bild von der stufenweisen Entwickelung aller einzelnen Samenbestandtheile vorzuführen. Unter solchen Umständen wollen wir es auch nicht unterlassen, durch eine Darstellung dieses Entwickelungsganges [1]) dem Leser selbst gewissermaßen die Mittel zur Prüfung und Beurtheilung unserer früheren Angaben und Zusammenstellungen an die Hand zu geben.

Die Samenröhren der Insecten besitzen, wie die Eiröhren, ihr besonderes Keimfach, in dem durch einen regen Bildungsproceß der Grund für alle die mannigfaltigen Formelemente gelegt wird, denen wir bei einer Untersuchung der Samenmasse begegnen. Die Lage dieses Keimfaches ist in beiden Geschlechtern dieselbe. Histologisch ist dasselbe durch ein deutliches Epithelium von kleinen, neben einander geschichteten feinkörnigen Zellen von etwa $^1/_{250}$''' ausgezeichnet, das dem übrigen Theile der Samenröhren abgeht. In dem Raume, den diese Zellenschicht einschließt, entstehen nun die ersten Keime der Samenelemente. Sie sind helle blasse Zellen von etwa $^1/_{300}$''', die sich, wie es mir geschienen hat, frei, nach Art der Eikeime, ohne directe Betheiligung der anliegenden Epithelialzellen [2]) bilden. Ihr Inhalt hat eine ziemlich zähe eiweißartige Beschaffenheit und umschließt einen Kern, der jedoch nicht sehr lange zu persistiren scheint. Durch die nachfolgende Brut werden diese Keimzellen aus ihrer Bildungsstätte allmälig nach unten gedrängt, während sie zugleich so schnell und ansehnlich wachsen, daß sie schon am Ende des Keimfaches einen Durchmesser von $^1/_{100}$ — $^1/_{80}$''' erreicht haben.

Zu dieser Zeit beginnt nun mit den Keimzellen ein neues Stadium der Entwickelung. Der Inhalt derselben, bisher eine zusammenhängende Masse, zerfällt in eine Anzahl kleiner Häufchen, die immer deutlicher und schärfer gegen einander sich abgrenzen und schließlich mit besonderen Membranen sich umgeben. Der Inhalt der Keimzellen verwandelt [3]) sich in eine Anzahl klei-

---

[1]) Eine solche Darstellung hat auch Will und Meyer (a. a. O.) geliefert; indessen sehe ich mich genöthigt, in mehrfacher Beziehung von Beiden, namentlich dem Letzteren, abzuweichen.

[2]) Nach Will geht die Bildung dieser Keimzellen, wie er es auch für die Säugethiere beschrieben hat, auf endogenem Wege um den Kern der Epithelialzellen (Bildungszellen Will) vor sich.

[3]) Daß die Bildung der Samenzellen sehr allgemein durch einen solchen Klüftungsproceß vermittelt werde, kann ich um so weniger bezweifeln, als ich auch bei den Keimzellen der Helicinen, Amphibien, Vögel und Säugethiere ähnliche, wenngleich weniger überzeugende Ansichten gehabt habe. Steenstrup, Reichert, van Beneden, Quatrefages, Will u. A. bezeichnen die Bildung der

ner gekernter Samenzellen. Wie schon Will hervorgehoben hat, scheint dieser Furchungsproceß zunächst in den peripherischen Schichten des Keimzelleninhaltes vor sich zu gehen und erst von da allmälig in die Tiefe zu greifen, ohne daß sich dabei jedoch jene eigenthümliche regelmäßige Progression kund thut, die man bei anderen ähnlichen Erscheinungen so deutlich beobachten kann. Hat eine Inhaltsportion einmal durch Klüftung sich isolirt, so bleibt sie auch ferner ungetheilt. Ihre Metamorphose beschränkt sich auf die Umbildung einer Zellenmembran.

Die Zahl der Zellen, die auf solche Weise aus dem Inhalt der Keimzellen hervorgehen, richtet sich vornehmlich nach der Größe der letzteren. Ich habe Zellen mit 20, 30, 40 und noch mehr Tochterzellen gesehen und andere, die nur 4—6 enthielten. Auch bei den einzelnen Arten scheinen hier manche Verschiedenheiten obzuwalten. Die Größe der Samenzellen ist Anfangs etwa $^1/_{300}$‴, nimmt aber, je nach dem Wachsthum der Mutterzellen — die Keimzellen erreichen schließlich nicht selten eine Größe von $^1/_{30}$ bis $^1/_{20}$‴ — allmälig bis $^1/_{250}$‴ oder $^1/_{200}$‴ zu. Natürlich rücken die Mutterzellen während dieses Vorgangs immer weiter nach unten, so daß man alle die einzelnen Entwickelungszustände in den mannigfachsten Uebergängen hinter einander antrifft.

Ist die Samenzellenbrut im Inneren der Keimzellen ausgebildet, so vergeht der Kern derselben. Sie sind dann reif für die Ausscheidung der Samenfäden. Wie schon erwähnt ist, geht diese nach dem bekannten Typus vor sich. In jeder Samenzelle bildet sich ein einziger Faden, der mit seinen spiraligen Windungen an der Innenfläche der Zellenmembran anliegt. Nach der Bildung der Samenfäden verlieren die Zellen ihre frühere rundliche Form. Sie dehnen sich und nehmen ein ovales, birnförmiges oder keulenartiges Ansehen an, bis sie sich schließlich überhaupt nicht mehr unterscheiden lassen. Die Samenfäden sind jetzt frei geworden; sie strecken sich aus und ordnen sich bündelweis neben einander. In der Regel bilden die Samenfäden derselben Keimzelle auch nur ein einziges Bündel, doch nicht immer, wie z. B. bei den Locustinen (von Siebold), deren Keimzellen sich durch Größe und Zahl der Samenfäden auszeichnen. So lange diese Bündel (über die mannigfachen Formen derselben vergl. von Siebold, Müller's Arch. a. a. O.) von der Keimzelle umschlossen sind, haben sie gewöhnlich eine birn- oder keulenförmige Gestalt, mit einem dünneren Stiele, in dem die verdickten Samenfadenenden parallel neben einander liegen. Der bauchige Theil des Bündels enthält die dünneren Enden der Samenfäden, die in zierlichen Windungen durch die zarte Hülle hindurchschimmern. In vielen Fällen überdauern diese Bündel die äußere gemeinsame Umhüllung, wie bei den Singvögeln u. a. Sie verwandeln sich hier und da sogar in wurm- und stäbchenförmige Körper, dessen einzelne Elemente so eng vereinigt sind, daß sie fast völlig homogen aussehen und leicht für einen einzigen colossalen Samenfaden gehalten werden können.

So deutlich nun übrigens auch gewöhnlich bei den Insecten die endogene Bildung der Samenfäden ist, so giebt es doch auch Fälle, in denen diese durch Auswachsen der Samenzellen zu entstehen scheinen. So z. B. bei

---

Samenzellen (bei verschiedenen Thieren) ebenfalls mehr oder minder bestimmt als einen Furchungsproceß. Nach Quatrefages (Ann. des scienc. nat. 1848 T. X. p. 170) soll diese Furchung in den Keimzellen der Ringelwürmer sogar ganz regelmäßig progressiv fortschreiten.

Digitized by Google

Musca und anderen Arten mit kleinen Samenzellen und zarten Samenfäden. Auf solche Verschiedenheiten können wir natürlich kein größeres Gewicht legen. Wir halten das fadenförmige Auswachsen der Samenzellen mit Kölliker für eine optische Täuschung, die vorzugsweise durch die Kleinheit der Samenzellen und Samenfäden bedingt wird.

Arachniden.

Unsere Kenntnisse von den Samenelementen der Arachniden sind wegen der Schwierigkeiten der anatomischen Untersuchung noch heute sehr unvollständig und lückenhaft. Wir wissen kaum mehr, als daß dieselben eine große Mannigfaltigkeit der Form und Bildung besitzen, auch zahlreiche Abweichungen von den gewöhnlichen Verhältnissen darbieten. Bei den Skorpioniden und Tardigraden finden wir Samenfäden, wie in der Mehrzahl der Thiere, bei den ersteren haarförmige (von reichlich $^1/_{18}$‴), bei den anderen stecknadelförmige, die sich sonder Zweifel beide — Kölliker beobachtete es bei den Samenfäden des Skorpions — nach dem gewöhnlichen Typus im Inneren der Samenzellen entwickeln. Die Samenkörperchen der echten Spinnen beschreibt von Siebold (Vergl. Anat. S. 544) als zellenförmige Gebilde von rundlicher oder nierenförmiger Gestalt, die im Inneren einen deutlichen, ebenfalls bald sphärischen, bald länglich gekrümmten Kern umschließen. Ich habe derartige Körperchen ($^1/_{400}$ — $^1/_{500}$‴ groß) gleichfalls außerordentlich häufig in den männlichen Geschlechtsdrüsen der Spinnen angetroffen (Art. Semen l. c.), muß aber trotzdem bezweifeln, daß sie in allen Fällen die ausgebildeten Samenelemente darstellen. Bei Clubiona und Tetragnathus wenigstens enthalten die Samentaschen der Palpen zur Zeit der Brunst unverkennbare Samenfäden ($^1/_{40}$‴) mit stark verdicktem cylindrischen Kopfende und einem verhältnißmäßig kurzen Schwanzfaden. Auch bei Epeira finden sich Samenkörperchen von walzenförmiger Gestalt ($^1/_{80}$‴), die mit den Kopfenden der eben erwähnten Samenfäden eine große Aehnlichkeit haben, aber des dünnen Schwanzfadens zu entbehren scheinen [1]).

Was die Entwickelung dieser Elemente betrifft, so habe ich mich davon überzeugt, daß die zellenförmigen Samenkörperchen in der That nichts Anderes als Samenzellen mit persistirendem Kern sind, die sich in wechselnder Anzahl endogen in den größeren Keimzellen bilden und späterhin (oftmals erst nach Längsstreckung des Kernes) frei werden. Die walzenförmigen Samenkörperchen von Epeira entstehen nach Art der Samenfäden im Inneren der Samenzellen. Von den Samenfäden bei Clubiona u. s. w. kann ich dieses nicht mit gleicher Bestimmtheit behaupten. Es schien hier bei früheren Untersuchungen, daß sie durch Längsstreckung und Metamorphose des Kernes selbst entständen. (Ich habe auch niemals Bewegungen an denselben wahrgenommen.)

Bei den Milben kehren, nach den Beobachtungen von Siebold, ähnliche Formen wieder, wie bei den Araneen. In dem Hoden von Ixodes finden sich zahllose Mengen wasserheller, ziemlich langer und großer Stäbchen, die mit den Samenkörperchen von Epeira übereinzustimmen scheinen und sich wahrscheinlich auch auf dieselbe Weise entwickeln. Die Samendrüsen der Hy-

---

[1]) Auch v. Siebold scheint diese Samenkörperchen gesehen zu haben. Vgl. Müller's Archiv 1836. S. 41.

Digitized by

drachneen und Gamaseen enthalten rundliche Haufen keulenförmiger Körper von sehr ansehnlicher Größe, die in ihren verdickten Enden einen länglichen Kern umschließen und aus runden Kernzellen hervorgehen, also wohl nur veränderte Samenzellen sind. In anderen Milben endlich (Phalangium, Trombidium, Oribates u. s. w.) findet man sehr kleine ($^1/_{700}$''') Samenkörperchen von ovaler oder spindelförmiger Gestalt, die, wie ich nach Untersuchungen an Phalangium behaupten muß, die Kerne der primitiven Samenzellen darstellen und nicht selten noch haufenweise in größeren Keimzellen angetroffen werden.

Myriapoden.

Die Samenkörperchen der Myriapoden sind nach einem zwiefachen Typus gebildet. Der eine dieser Typen, der sich auf die Gruppe der Chilognathen beschränkt, enthält Formen, die sich an die Samenelemente der letztgenannten Milben anschließen. Sie sind (bei Glomeris) spindelförmige, (bei Julus) stumpf konische oder federhutförmige Körperchen von etwa $^1/_{450}$''' Länge, die sich nach meinen Untersuchungen (Art. Semen l. c.) durch Metamorphose und spätere Isolation des Kernes aus den primitiven Samenzellen hervorbilden. Bei Julus sabulosus beschreibt von Siebold (Müller's Arch. 1843. Jahresber. S. 13) die Samenkörperchen als dosenförmige Zellen mit Kern und unterer verdickter Fläche; aber diese Bildungen sind bloße Entwickelungsstufen der späteren Samenkörperchen. Im ausgebildeten Zustande stellen dieselben gewissermaßen ein Zwillingssamenkörperchen vor, dessen beide Hälften dieselbe federhutförmige Gestalt haben und ihre ebenen oder schwach concaven Flächen einander zukehren. Die eine dieser Hälften ist, wie bei den übrigen Juliden, aus dem Kerne, die andere dagegen aus einer Verdickung der ursprünglichen Zellenmembran hervorgegangen. Wenn die Mutterzelle, der diese Körperchen anfänglich anhingen, späterhin vergangen ist, weichen beide Hälften leicht aus einander und lassen sich dann einzeln von den gewöhnlichen Samenkörperchen der Juliden nicht mehr unterscheiden.

Die Gruppe der Chilopoden zeigt statt dieser sonderbaren starren Körperchen wiederum die gewöhnlichen beweglichen Samenfäden (Stein in Müller's Arch. 1842. S. 259), die sich hier nur durch eine sehr ansehnliche Länge (über 1''') und Dicke auszeichnen. Ueber die Entwickelung derselben ist noch Nichts bekannt geworden. Von Siebold vermuthet freilich, daß sie in den großen eiartigen Zellen entständen, die bei diesen Thieren an der Innenfläche des Hodens eine Art Epithelium darstellen. Durch vielfache Untersuchungen indessen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, daß diese Gebilde keine directe Beziehung zu den Samenfäden haben. Die Mutterzellen der Samenfäden scheinen andere kleinere Bläschen zu sein, die zu gewissen Zeiten zahlreich in der körnigen Zwischenmasse jener größeren Zellen vorkommen.

Crustaceen.

Auch in der Classe der Crustaceen besitzen die Samenelemente zahlreiche und auffallende Verschiedenheiten. Am sonderbarsten sind die sogenannten Strahlenzellen (vgl. die schönen Untersuchungen von Kölliker, Beiträge u. s. w. S. 7 und hauptsächlich, Bildung der Samenfäden u. s. w. S. 26), denen wir bei den geschlechtsreifen männlichen Decapoden begegnen, kleine

Digitized by Google

zellenartige Körperchen von etwa durchschnittlich $^1/_{500}$‴, die mit einigen (2, 3, 4) fadenförmigen Fortsätzen strahlenartig besetzt sind, sonst aber nach Form und Bildung mannigfach wechseln. Im Anfang sind diese Körperchen, nach den Untersuchungen Kölliker's, einfache gekernte Zellen, die (Hommarus) zu mehreren in anderen größeren Zellen entstehen und sonder Zweifel den Samenzellen der übrigen Thiere analog sind. Die Umwandlung in die späteren Strahlenzellen geschieht eben so wohl durch das allmälige Hervorsprossen der fadenförmigen Abgänge, als auch durch eine mehr oder minder auffallende Gestaltveränderung, die dieses Hervorsprossen begleitet. Bald plattet sich die sphärische Zelle zu einer Scheibe (Pisa) ab, bald zieht sie sich in einen kurzen Kegel (Pagurus) oder längeren Cylinder (Hommarus) aus. Auch der Kern nimmt in der Regel durch Größenzunahme und Gestaltveränderung an diesen Metamorphosen Antheil. Seine primitive Lage im Inneren der Samenzelle behält er dabei nur selten (Hommarus). Gewöhnlich bildet er einen Vorsprung an der Zellenmembran, der am Ende als ein besonderer runder oder stielförmiger Anhang erscheint, so daß die Strahlenzelle dadurch gewissermaßen in zwei Abtheilungen zerfällt. Die Lage dieses Anhanges, der namentlich bei Pagurus eine sehr auffallende Entwickelung (eine Länge von $^1/_{50}$‴) erreicht, ist immer dieselbe, in der Mitte zwischen den zarten und dünnen fadenförmigen Strahlen. Uebrigens giebt es neben diesen complicirten Formen der Samenkörperchen in manchen Decapoden auch einfachere Bildungen, die kaum noch den Namen der Strahlenzellen verdienen, obgleich sie sonst denselben vollständig entsprechen. So z. B. bei der Garnele und anderen verwandten Arten, wo sie, nach von Siebold, ein platt gedrücktes Bläschen darstellen, aus dessen Mitte eine kurze Spitze (Kern?) hervorragt.

Ob die Strahlenzellen wirkliche ausgebildete Samenkörperchen, oder, wie Kölliker meint, nur Entwickelungszustände wahrer Samenfäden sind, ist immer noch nicht mit völliger Gewißheit entschieden. Wenn man indessen beobachtet, daß diese Körperchen in den männlichen Organen sich nicht weiter verändern, daß sie sogar — wie ich es bei dem Flußkrebs fand — zum Zwecke der Befruchtung in die weiblichen Leitungsapparate übertragen werden, so möchte man allerdings geneigt sein, sie den reifen Samenkörperchen der übrigen Thiere als besondere Modificationen hinzuzurechnen. Bei Dromia Rumphii hat Kölliker freilich (Bildung der Samenfäden u. s. w. S. 26) in dem unteren Theile des Samenleiters eine große Menge feiner und blasser unbeweglicher Fäden von $^1/_{100}$‴ aufgefunden, die den haarförmigen Samenfäden mancher Thiere außerordentlich ähnlich sahen, daß diese aber durch Abtrennung und Weiterentwickelung aus den Strahlenkörperchen hervorgegangen seien, ist bis jetzt noch keineswegs bewiesen. Kölliker selbst konnte keine Uebergänge zwischen beiden wahrnehmen. Die Fäden der Strahlenkörperchen messen überdies bei Dromia nur $^1/_{1200}$‴, obgleich sie sonst mitunter eine viel bedeutendere Länge (bis $^1/_{60}$‴) erreichen.

Auffallend aber ist es, daß es wirklich einige den Decapoden außerordentlich nahe stehende Krebsformen giebt, deren Samenkörperchen nicht bloß unverkennbare Fäden sind, sondern auch nach einem Typus sich entwickeln, der uns in auffallender Weise an die Bildung der Strahlenkörperchen erinnert. Zu diesen Thieren gehören namentlich die Arten des Genus Mysis (Frey und Leuckart, Beiträge zur Kenntniß wirbelloser Thiere S. 125). Die primitiven Samenzellen dieser Krebse messen etwa $^1/_{100}$‴. Anfangs sind dieselben völlig sphärisch, im Inneren mit einem deutlichen Kerne versehen. Aber ziemlich bald erhebt sich ein kleiner kegelförmiger Fortsatz auf

Digitized by Google

der Zellenmembran, der allmälig in die Länge wächst, bis er den ursprünglichen Durchmesser der Zelle etwa um das Sechsfache übertrifft. Die Samenzelle hat sich jetzt in ein ansehnliches Gebilde von keulenförmiger Gestalt verwandelt, das — abgesehen von den Strahlen — den Strahlenkörperchen mancher Decapoden, namentlich von Hommarus (auch gewissen Entwickelungszuständen der oben erwähnten cylindrischen Samenkörperchen von Paludina vivipara), nicht unähnlich sieht. Nach einiger Zeit geht der kugelförmige Kopf dieses Gebildes mit dem eingeschlossenen Kerne, der sich in keinerlei Weise bei der Bildung des Fortsatzes betheiligt hat, verloren. Das keulenförmige Körperchen wird zu einem einfachen glashellen Stäbchen mit abgestumpften Enden. Ziemlich bald bemerkt man indessen an dem einen Ende eine dünne fadenförmige Verlängerung, die allmälig so stark wächst, daß das frühere Stäbchen schließlich nur noch als ein cylindrischer Anhang erscheint. Hat der Faden eine Länge von etwa $^1/_3$‴ erreicht, so trennt er sich von seinem Stabe ab und erscheint dann als ein ausgebildeter Samenfaden.

Obgleich die Bildung dieses Fadens mit einem Auswachsen des Stäbchens die größte Aehnlichkeit hat, so zweifle ich doch kaum daran, daß sie auf endogenem Wege vor sich geht, daß der Schein des Auswachsens nur durch das Hervortreten des Fadens bedingt werde. In der That finde ich unter meinen Zeichnungen auch noch einige Skizzen, nach denen jene scheinbare Verlängerung sich nach innen in das Stäbchen hinein fortsetzen würde. Unverkennbar ist diese Bildungsweise überdies in einigen seltenen Fällen, wo statt eines einzigen Fadens deren zwei oder mehrere in einem solchen Stäbchen ihren Ursprung nehmen. Die beträchtlichere Dicke des Stäbchens erlaubt es dann, die Enden der Fäden ganz deutlich im Inneren zu unterscheiden.

Auch sonst sind fadenförmige Samenkörperchen übrigens bei den Crustaceen außerordentlich weit verbreitet. Wir finden sie bei den Amphipoden und Isopoden, den Pycnogoniden und Laemodipoden, den Cirripedien und Cypriden, bei Argulus und den Lernäaden, wenn auch in Länge, Stärke, Bildung des Kopfendes u. s. w. mannigfach differirend. Die größten Samenfäden besitzen die Cyprisarten, bei denen dieselben mehr als 1‴ messen, und überdies, wie ich sehe, schwach wellenförmig oder spiralig gewunden sind. Auch bei manchen Amphipoden und Isopoden erreichen die Samenfäden eine ansehnliche Größe, bis $^1/_3$‴, obgleich wir die Durchschnittslänge sonst nur etwa auf $^1/_{25}$‴ schätzen können. Das Kopfende ist gewöhnlich etwas verdickt, hier und da sogar in Form eines besonderen cylindrischen oder ovalen Anhanges abgesetzt, der aber mitunter noch nach der Bildung bei den freien Fäden mancherlei auffallende Gestaltveränderungen erleidet (Gammarus pulex, Hyperia medusarum).

Die endogene Bildung dieser Samenfäden ist von mir bei Gammarus pulex und Oniscus, sowie von Leydig bei Argulus foliaceus (Zeitschrift für wissensch. Zool. II. S. 342) mit größter Bestimmtheit beobachtet worden. Sie geschieht in isolirten Samenzellen von etwa $^1/_{150}$‴ (Gammarus pulex). In anderen Fällen (bei den Cirripedien) scheinen die Samenfäden durch Längsstreckung und Auswachsen von Zellen zu entstehen — allein wir wissen ja zur Genüge, daß Samenfäden bei ihrem Freiwerden aus kleinen Bildungszellen oftmals auf's Täuschendste den Schein von auswachsenden Zellen annehmen.

Bei der Mehrzahl der sogenannten Entomostraken haben die Samenkörperchen eine abweichende sphärische, ovale oder nierenförmige Ge-

Digitized by Google

ſtalt und eine geringe Größe (etwa $^1/_{300}$‴). So bei Branchipus (Frey und Leuckart), Artemia (Leydig), Daphnia (von Siebold, Zenker), Acanthocercus (Schödler), Cyclopsine (von Siebold), Caligus (Frey und Leuckart).

Die meiſten Beobachter beſchreiben dieſe Gebilde als kernhaltige Zellen, bei Caligus indeſſen habe ich mit Frey (a. a. O. S. 135) mich auf das Beſtimmteſte davon überzeugt, daß dieſelben die genetiſche Bedeutung von Kernen haben und Anfangs im Inneren beſonderer Samenzellen enthalten ſind.

Würmer.

Ringelwürmer.

Die Samenmaſſe der Ringelwürmer beſteht zur Zeit der Reife ganz allgemein wiederum aus den gewöhnlichen Samenfäden. Sie meſſen im Durchſchnitt etwa $^1/_{70}$ — $^1/_{50}$‴ und beſitzen ohne Ausnahme einen deutlichen, ſcharf abgeſetzten Kopf, der in der Regel eine ſphäriſche, ovale oder birnförmige Geſtalt hat, wie bei den Blattkiemern. Nur die Samenfäden der Regenwürmer ſind mit einem längeren cylindriſchen Kopfanhange verſehen.

Vor der Ausbildung der Samenfäden enthält das Sperma der Ringelwürmer zahlreiche kleine, haufenweis zu maulbeerförmigen Maſſen zuſammengruppirte Kernzellen, deren genetiſche Beziehung zu den ſpäteren Samenelementen bereits den erſten Beobachtern (Henle, Stannius u. A.) bekannt war. Bald ſind dieſe Haufen einfache Aggregate von Samenzellen, bald auch (z. B. bei dem Regenwurm) im Centrum mit einer hellen Kugel von anſehnlicher Größe verſehen, die, wie bei Helix, eine homogene, hüllenloſe Maſſe von zäher eiweißartiger Beſchaffenheit darſtellt.

Für die Entſtehung dieſer Zellenhaufen gilt daſſelbe, was wir ſchon oben für die analogen Bildungen der Gaſteropoden angegeben haben. Bei Lumbricus ſieht man dieſelben nicht ſelten noch von der Membran der primitiven Keimzelle umſchloſſen, in der ſie durch endogene Bildung ihren Urſprung nahmen. Die Eiweißkugel dieſer Haufen iſt die unveränderte Centralmaſſe der Keimzelle, die keinen Antheil an der Tochterzellenbildung genommen hat. Hier und da ſcheinen ſich übrigens auch die freien Samenzellen (wie bei Helix) noch weiter zu vermehren, wie wenigſtens daraus geſchloſſen werden kann, daß die Samenzellenhaufen bei Spio Anfangs nur aus wenigen großen Zellen zuſammengeſetzt ſind (Kölliker).

Die Entwickelung der Samenfäden geſchieht dadurch, daß die einzelnen Samenzellen ſich ſtrecken und allmälig je in einen Faden auszuwachſen ſcheinen. Was wir von ſolchen Anſichten zu halten haben, iſt ſchon mehrfach hervorgehoben worden. Nach dem Geſetze der Analogie dürfen wir mit Beſtimmtheit annehmen, daß auch hier die Samenfäden zuerſt im Inneren der Samenzellen gelegen ſind und allmälig hervortreten, wie es Kölliker (Bildung der Samenfäden S. 37) in der That auch bei Lumbricus beobachtet hat. Eine Zeitlang bleiben die Samenfäden nach ihrer Bildung noch zu einer gemeinſchaftlichen Maſſe vereinigt, indem die Köpfe derſelben ſich, wie bei den Gaſteropoden, in die zähe Bindeſubſtanz der früheren Bläschenhaufen inſeriren. Hier und da bilden die Samenfäden der Ringelwürmer auf ſolche Weiſe auch regelmäßige cylindriſche Bündel.

Digitized by Google

Hirudineen.

Die Hirudineen besitzen Samenfäden, wie die Ringelwürmer, aber keine stecknadelförmige, sondern haarförmige, mit einem cylindrischen Kopfende. Auch die Länge derselben ist durchschnittlich beträchtlicher, bei dem gemeinen Blutegel u. a. $^1/_{30}$‴, bei Pontobdella $^1/_{10}$‴, bei Branchiobdella sogar $^1/_6$‴. Bei den Samenfäden des letzteren bildet das Kopfende eine ansehnliche Spirale mit zahlreichen dichten Windungen (von Siebold in Müller's Arch. 1836. S. 43).

Die Bildungsgeschichte dieser Samenfäden wiederholt genau dieselben Vorgänge, die wir soeben bei den Ringelwürmern kennen gelernt haben. In beiden Fällen finden sich dieselben Keimzellen, dieselben maulbeerförmigen Samenzellenhaufen (mit centraler Kugel), dieselben Gestaltveränderungen bei dem Uebergange der Samenfäden in den freien Zustand. Bei Piscicola konnte Leydig (Ztschrft. für wissensch. Zool. 1. S. 121) die Körper der Samenfäden bereits im Inneren ihrer Bildungszellen unterscheiden.

Trematoden.

Die Samenfäden der Trematoden erscheinen als zarte, nach beiden Enden gleichmäßig zugespitzte Fäden ohne Kopfanhang, die bei den bisher untersuchten Arten keine erheblichen Verschiedenheiten darbietet. Ihre Länge beträgt etwa $^1/_{50}$‴.

Was wir (durch Kölliker a. a. O. S. 44) über die Entwickelung derselben erfahren haben, schließt sich sehr eng an die Vorgänge bei den vorher betrachteten Würmern an. Die Samenzellen sind haufenweis zu maulbeerförmigen Massen vereinigt, aber immer ohne centrale Kugel. Kölliker sah solche Haufen mit 20—40 Samenzellen (von $^1/_{500}$‴) und andere mit nur 4, 6 oder 8 (von $^1/_{200}$‴), und schließt daraus gewiß mit vollem Recht auf eine fortgesetzte endogene Zellenbildung, durch welche die Haufen aus einer einzigen Zelle (Keimzelle) allmälig hervorgehen.

Cestoden.

Für die Samenelemente der Bandwürmer können wir, nach den Bemerkungen von Siebold und Kölliker, nur wiederholen, was wir eben bei den Trematoden hervorgehoben haben. Form und Entwickelung der Samenfäden sind genau dieselben.

Turbellarien.

In der Abtheilung der Turbellarien finden wir zweierlei Formen der Samenfäden, die eine bei den Planarien, die andere bei den Nemertinen. Die Samenfäden der ersteren sind einfach haarförmig, ohne Verdickung, wie bei den Trematoden, aber sehr viel länger (bis $^1/_{20}$‴) und mitunter leicht spiralig gewunden. Die Nemertinen besitzen dagegen kürzere stecknadelförmige Samenfäden mit rundlichem oder ovalem Kopfe.

Die Samenzellen entstehen (Schultze, Beiträge u. s. w. S. 30) zu mehreren in einer einfachen Keimzelle und liegen später bald einzeln (bei Mesostomum, Derostomum u. a.), bald auch und gewöhnlich haufenweise

Digitized by Google

vereinigt. Im letzteren Falle läßt sich mitunter (Monocelis) eine homogene Centralkugel unterscheiden. Das scheinbare Auswachsen der Samenzellen reducirt sich auch hier auf ein Hervortreten des im Inneren derselben gebildeten Fadens, wie Schultze bei den Rhabdocoelen deutlich beobachten konnte.

Nematoden.

Die Gruppe der Nematoden ist unter den Würmern die einzige, in der wir die gewöhnliche fadenförmige Bildung der Samenelemente vermissen. Die reifen Samenkörperchen dieser Thiere haben (vgl. besonders Reichert in Müller's Arch. 1847. S. 115) bei einer Größe von etwa $^1/_{300}$ — $^1/_{150}$‴ die Grundform einer Zelle mit deutlichem Kernkörper, blassem großen Kern und feinkörnigem Inhalt. In manchen Fällen bieten diese Zellen keinerlei weitere Auszeichnung dar (Ascaris acuminata). In der Regel besitzen sie jedoch eine birnförmige Gestalt und an dem unteren Pole einen kurzen und geraden stielartigen Anhang [1]). Nur bei den Gordiaceen trifft man in den Hoden kleine stäbchenförmige Körperchen (von Siebold), die auch in den weiblichen Organen vorkommen und sonder Zweifel die Stelle der Samenkörperchen vertreten.

Die Entwickelung der Samenelemente bei den Nematoden ist von Reichert beobachtet und vortrefflich dargestellt [2]) worden. Der röhrenförmige Bau der Keimdrüsen bietet der Untersuchung hier dieselben Vortheile, auf die wir oben bei den Herapoden hingewiesen haben. Alle Entwickelungsstufen liegen in fortlaufender Reihe hinter einander und lassen sich durch die structurlosen durchsichtigen Membranen auf das Deutlichste verfolgen. Das Keimfach des Hodenschlauches besitzt eine Epithelialbekleidung, wie das der Ovarien. Die Gebilde, die hier entstehen, und von da allmälig nach unten rücken, verhalten sich gleichfalls vollkommen, wie die primitiven Eier. Es bildet sich zunächst ein Kern mit einem hellen Hofe, der bei fortwährendem Wachsthum nach und nach eine körnige Beschaffenheit annimmt und sich schließlich mit einer deutlichen Zellenmembran umhüllt. Es sind aber noch nicht die Samenzellen, die auf solche Weise, nach Art der Eier entstanden sind, sondern vielmehr die Keimzellen, die erst späterhin auf endogenem Wege die Samenzellen erzeugen, nachdem sie vorher ihren Kern verloren haben. Die Bildung der Samenzellen geschieht durch einen Furchungsproceß, wie wir es oben bei den Herapoden dargestellt haben. Der Inhalt einer Keimzelle zerfällt in vier (seltener nur in zwei oder mehrere) gleich große Abtheilungen, die im Inneren einen deutlichen Kern besitzen und durch die Ausscheidung einer Umhüllungshaut in Zellen sich verwandeln. Sind diese Zellen gebildet, so vergeht die Membran der Keimzelle. Die Samenzellen werden frei und stellen dann ohne weitere wesentliche Veränderungen die späteren Samenkörperchen dar. Der stielförmige Fortsatz der Samenkörper-

---

[1]) Kölliker (Müller's Arch. 1843. S. 74) betrachtet diese Körperchen mit Unrecht als Samenfadenbündel.

[2]) Nach neueren Untersuchungen an Strongylus auricularis kann ich diese Darstellung — bis auf einen Punkt, die Bildung der Zellenmembran um die Keimzellen betreffend — vollständig bestätigen. (Sehr verschieden lauten freilich die Angaben von Will, der den Nematoden stecknadelförmige Samenfäden zuschreibt, die haufenweise im Inneren einer einzigen Zelle entständen. A. a. O. S. 10.)

Digitized by Google

chen entsteht als ein Auswuchs der Zellenmembran [1]) und ist schon bei dem Verschwinden der Mutterzelle fast vollständig entwickelt.

Echinorhynchen.

Ueber die Samenkörperchen der Echinorhynchen wissen wir bis jetzt kaum mehr, als daß sie haarförmige, ziemlich langgestreckte Fäden sind, die büschelweis zusammenhängen und, wie die der Trematoden, sich aus Bläschenhaufen hervorbilden.

Rotiferen.

Noch weniger läßt sich über die Samenkörperchen der Räderthiere sagen, da wir dieselben trotz aller Untersuchungen von Seiten der verschiedensten Forscher bis jetzt noch nicht einmal mit Sicherheit kennen. Kölliker hat allerdings einmal (Froriep's N. Not. 1843. Bd. 28. S. 17) bei Megalotrocha albiflavicans stecknadelförmige Gebilde theils frei, theils auch an verschiedenen Stellen festsitzend in der Leibeshöhle gefunden, die er als Samenfäden ansieht, allein schon von anderer Seite ist mit Recht auf die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit einer Verwechselung mit den sogenannten Zitterorganen hingewiesen worden. Viel eher mögen die von Schmidt (Handbuch der Vergl. Anat. 2. Aufl. S. 302 Anm.) bei Euchlanis macroura beobachteten stecknadelförmigen Körperchen die wirklichen Samenfäden gewesen sein. Bei Lacinularia socialis beschreibt Leydig neuerdings (Ztschrft. für wissensch. Zool. III. S. 471) sehr sonderbare kuglige Gebilde, die ein parquettirtes Aussehen haben und strahlenartig mit (9—12) langen und unbeweglichen zarten Fäden besetzt sind, als wahrscheinliche Samenkörperchen. Abbildung und Beschreibung erinnern mich an ähnliche (aber fadenlose) Körperchen, die in den männlichen Geschlechtswerkzeugen der Najaden anzutreffen sind und hier vielleicht zu der Bildung der späteren Samenfäden eine Beziehung haben.

Bryozoen.

Die Samenfäden der Bryozoen haben in der Mehrzahl der Fälle eine Stecknadelform und mitunter eine verhältnißmäßig sehr ansehnliche Größe (von $^1/_{25}$‴ und darüber). Bei Alcyonidium ist der Schwanzfaden in der vorderen Hälfte stark verdickt, der Kopf ziemlich platt zusammengedrückt. Crisia und Flustra besitzen einfache haarförmige Samenfäden ohne Kopfanhang.

Die Bildung ist ein scheinbares Auswachsen der Samenzellen, die in größeren Keimzellen entstehen und eine längere oder kürzere Zeit in denselben verweilen (Dumortier et van Beneden, l. c. p. 91).

Radiaten.

Echinodermen.

Die Echinodermen besitzen ohne Ausnahme stecknadelförmige Samenkörperchen, die bei einer Länge von etwa $^1/_{70}$—$^1/_{50}$‴ mit einem rundlichen

[1]) v. Siebold läßt denselben durch eine Metamorphose des Kernes entstehen. Bei Ascaris marginata (nicht A. acuminata, wie fälschlich im Art. Semen l. c. angegeben ist) glaubte ich früherhin dasselbe gesehen zu haben — nehme heute aber gern meine frühere Angabe zurück.

Digitized by Google

oder ovalen Kopfe und einem sehr zarten und dünnen Schwanzfaden versehen sind. Sie entwickeln sich durch scheinbare Verlängerung aus kleinen Bläschen, die, wie bei den höheren Thieren, haufenweise in größeren Keimzellen eingeschlossen sind. Auch die entwickelten Samenfäden trifft man bisweilen noch bündelweis im Inneren dieser Keimzellen zusammengruppirt (Kölliker).

Akalephen und Polypen.

Obgleich die Untersuchungen über die Samenelemente dieser Thiere noch nicht ausreichen, so wissen wir von ihnen doch wenigstens so viel, daß sie dieselbe stecknadelförmige Bildung besitzen, wie die Samenfäden der Echinodermen, daß sie ferner auch (wenigstens bei den Scheibenquallen) denselben Typus der Entwickelung einhalten.

Morphologie der Samenelemente.

Nachdem wir im Voranstehenden die Form und Bildungsweise der Samenkörperchen in den Hauptabtheilungen des Thierreiches kennen gelernt haben, ergiebt sich die weitere Aufgabe, aus diesen einzelnen Thatsachen ein Schema für den Entwickelungsgang derselben zusammenzustellen, die Verschiedenheiten der Samenkörperchen bei den einzelnen Thieren nach ihrem relativen Werthe zu bestimmen und schließlich die morphologischen Beziehungen zu den weiblichen Zeugungselementen zu erörtern.

Ueberall, wo wir mit Sicherheit und Vollständigkeit beobachten können — wir beziehen uns dabei namentlich auf die röhrenförmigen Samendrüsen der Insecten und Nematoden —, ist das erste Product der männlichen Zeugungsthätigkeit eine einfache Zelle mit Kern (und Kernkörperchen). Wir haben dieselbe früher die Keimzelle geheißen und wollen diesen Namen auch fernerhin beibehalten. Daß ein solches Gebilde ganz allgemein die Entwickelung der Samenelemente einleite, können wir kaum bezweifeln, obgleich es durch die Beobachtung noch nicht überall mit Bestimmtheit nachgewiesen worden ist.

Die Bildung dieser Keimzellen ist in der Regel nur schwer zu beobachten, geschieht aber bei den Nematoden unverkennbar nach demselben Typus, den wir früher für die Eier festgestellt haben, durch Umlagerung eines Anfangs freien Kernes. Ueberhaupt ist die Aehnlichkeit der Keimzellen mit den Eiern bei den Nematoden in jeder Beziehung so vollkommen (vgl. Reichert a. a. O. S. 125), daß man beide ohne Kenntniß ihrer weiteren Schicksale von einander nimmer würde unterscheiden können. Entwickelung, Bildungsstätte, Verhältniß zu der Keimdrüse, Form und Bau sind in beiden dieselben. Eine einfache Vergleichung genügt zu der sichersten Ueberzeugung, daß Keimzellen und Eier in männlichen und weiblichen Theilen entsprechende Bildungen seien (Reichert). Erst auf den späteren Entwickelungsstadien stellt sich zwischen beiden eine Verschiedenheit heraus. Während die Keimzellen bereits bei einer bestimmten Größe ihre vollständige Ausbildung erreicht haben und nun gewissen anderweitigen Veränderungen entgegen gehen, sehen wir die Eier noch fernerhin wachsen und ohne Weiteres sich zu den reifen weiblichen Zeugungsproducten ausbilden.

Bei den übrigen Thieren ist die Analogie der Keimzellen mit den Eiern allerdings weit weniger frappant, indessen das rührt gewiß nur daher, daß

Digitized by Google

die Keimzellen derselben verhältnißmäßig viel früher und schneller, als die Eier, ihre Ausbildung erreichen. Sie repräsentiren gewissermaßen nur die ersten Zustände dieser Gebilde. Das gleiche Verhältniß zu den Keimdrüsen, die gleiche Bildungsstätte ist indessen auch hier in vielen Fällen unverkennbar und für die hervorgehobene Analogie entscheidend. Ich erinnere an die oben beschriebene Entwickelung der Eier und Keimzellen bei den Herapoden, erinnere an die Darstellungen von van Beneden, Wagner u. A., nach denen bei den Bryozoen, Scheibenquallen und Polypen, deren Geschlechtsstoffe in besonderen geschlossenen Kapseln sich ausbilden, eine jede dieser Kapseln bald (in den weiblichen Thieren) ein einziges Ei, bald (in den männlichen Thieren) eine einzige Keimzelle — auf den späteren Stadien mit einem Haufen Samenzellen oder einem Samenfadenbündel im Inneren — einschließt [1]).

Die Analogie zwischen Keimzellen und Eiern, die wir hier hervorgehoben haben, wird dadurch nicht gestört, daß die ferneren Schicksale derselben weit auseinander gehen. Das Ei bleibt im Wesentlichen, was es Anfangs war, eine Zelle, bis zur späteren Ausscheidung des Embryo, mit der eine neue Epoche seines Bildungslebens beginnt. Aber nicht so die Keimzelle, das »Sameneichen«, wie sie Steenstrup (Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus S. 105) nennt, der schon vor Reichert jene Analogie ganz richtig erkannt hat. Die primitive Form derselben ist nur ein transitorischer Zustand: die Keimzelle vergeht, indem aus ihr sich anderweitige neue Elemente hervorbilden, um in dem reifen zeugungskräftigen Samen die Stelle derselben zu vertreten.

Die Entwickelung dieser späteren Samenelemente wird durch einen neuen Zellenbildungsproceß im Inneren der Keimzellen vermittelt. Der Inhalt klüftet sich; er zerfällt in eine Anzahl kleiner Häufchen, die je einen Kern umschließen, immer schärfer gegen einander sich absetzen und schließlich mit einer Zellenmembran sich bekleiden. Die Zellen, die auf diesem endogenen Wege gebildet werden, sind die Samenzellen.

Bis hieher ist der Typus in der Entwickelung der Samenelemente bei allen Thieren derselbe. Die Verschiedenheiten, denen wir hier und da bei der Bildung der Samenzellen begegnen, sind nur von untergeordnetem Werthe und können die Einheit des Entwickelungsplanes im Ganzen nicht beeinträchtigen. Es ist für die morphologischen Beziehungen ziemlich gleichgültig, ob in den Keimzellen 2 oder 20 Samenzellen sich bilden, ob der ganze Inhalt derselben oder nur ein Theil in Tochterzellen sich verwandelt, ob die Membran der Mutterzelle früher oder später schwindet, ob die freien Samenzellen isolirt oder haufenweis vereinigt sind. Selbst darauf können wir kein größeres Gewicht legen, daß die Samenzellen in manchen Fällen eine neue Brut von Tochterzellen auf endogenem Wege hervorbringen.

Mit der Bildung der Samenzellen tritt die Entwickelung der männlichen Geschlechtscontenta in ihr letztes Stadium. Eine jede Samenzelle wird zu einem ausgebildeten Samenkörperchen. Daß dieses indessen nicht überall auf demselben Wege geschieht, davon haben wir uns schon oben,

---

[1]) Ich weiß aus eigener Erfahrung, wie schwer es z. B. bei den Scheibenquallen ist, nach dem Inhalt dieser Kapseln von Anfang an das Geschlecht zu bestimmen. Für Rhizostoma bestätigt auch Robin (Compt. rend. T. XXVII. p. 425) die morphologische Uebereinstimmung zwischen der männlichen Keimzelle und dem weiblichen Eichen.

Digitized by Google

bei der specielleren Betrachtung, zur Genüge überzeugen können. Bald

ist es die ganze Samenzelle, die sich mit allen ihren Theilen mit Kern- und Zellenhülle in das Samenkörperchen verwandelt (bei den Nematoden, vielen Spinnen und Milben, Decapoden, Paludina vivipara, vielleicht auch einigen Entomostraceen), bald

geht das Samenkörperchen ausschließlich aus dem Kerne hervor bei den Chilognathen, Caligus, Phalangium und wahrscheinlich noch manchen anderen Entomostraceen und Milben), bald endlich

entsteht das Samenkörperchen durch Neubildung aus dem Inhalte der Samenzellen (bei den Thieren mit Samenfäden).

Es ist ein wesentliches Verdienst von Kölliker, den letzten dieser Bildungstypen zuerst entdeckt (Beiträge u. s. w. S. 56) und späterhin für so viele und so verschiedene Thierformen mit linearen Samenkörperchen nachgewiesen zu haben, daß er ihn als allgemeines Entwickelungsgesetz für alle Samenfäden aufstellen konnte (die Bildung der Samenfäden in Bläschen als allgemeines Entwickelungsgesetz dargestellt). Kölliker läßt die Samenfäden allerdings nicht endogen in Zellen, sondern in Kernen entstehen [1]), aber diese Annahme beruht weniger auf einer Verschiedenheit der Beobachtung, als auf einer abweichenden Deutung. Für Kölliker ist eben das Entwickelungsbläschen der Samenfäden eine Kernbildung der Keimzelle. Daß die Kölliker'sche Deutung — der ich früherhin selbst beigestimmt habe — eine unrichtige sei, darüber kann gegenwärtig für die Mehrzahl der Fälle kaum noch ein Zweifel obwalten. Wir sehen ja die Bildungsbläschen durch membranöse Umhüllung aus Inhaltsportionen einer Mutterzelle entstehen, also nach einem Typus der Zellenbildung, nach einem Typus, der den Kernen völlig fremd ist. Wir sehen überdies die Bildungsbläschen (eine längere oder kürzere Zeit nach ihrem Entstehen) mit einem hellen Körperchen im Inneren, das alle physikalischen Charaktere eines Zellenkernes darbietet, das gleich diesem selbst der Einwirkung der Essigsäure widersteht, während die Membranen der Bildungsbläschen davon aufgelöst werden, wie Zellenmembranen. Auch die sogenannten Kerne in den Samenzellen der Gasteropoden, in denen Kölliker die Samenfäden entstehen sah, sind nach ihrem Verhalten gegen Essigsäure nichts weniger als Kerne und sehr verschieden von den wirklichen Kernen der Samenzellen. In einem solchen ist bis jetzt noch niemals die Bildung eines Samenfadens beobachtet. Allerdings beschreibt Kölliker (a. a. O. Tab. II. Fig. 17 *e*, *αβ*. Fig. 31 *m*) eigenthümliche Gestaltveränderungen an den Kernen der Samenzellen bei Lumbricus und Distomum, die er von den eingeschlossenen Samenfäden herleitet; allein es scheint mir dieses — abgesehen auch davon, daß mir die Darstellung derselben nicht gelungen ist — noch immer kein so überzeugender Beweis zu sein, wie wir ihn heute, nachdem die meisten jener sogenannten Kerne sich als Zellen erwiesen haben, verlangen müssen. Es wäre ja vielleicht auch möglich, daß diese sogenannten Kerne schon die ersten Anfänge der Samenfäden, also eine Neubildung, seien, vielleicht die späteren Köpfe, wie es Kölliker in den Samenzellen der Helicinen beobachtet hat [2]); selbst möglich, daß die Samen-

[1]) Die Möglichkeit einer Samenfadenbildung in Zellen wird übrigens daneben auch von Kölliker zugegeben. Indessen erklärt er diese Bildungsweise für unwahrscheinlich.

[2]) Jedenfalls ist nach der Abbildung von Kölliker der Unterschied zwischen der ersten Anlage des Kopfes in den Samenzellen (Kernen, K.) und den früheren Ker-

Digitized by Google

fäden dieser (und anderer) Thiere nach unserem zweiten Bildungstypus, durch Kernmetamorphose, entständen, wie ich es früher bei Clubiona unter den Spinnen glaube wahrgenommen zu haben [1]).

Wir dürfen uns überhaupt nicht allzusehr der Ueberzeugung hingeben, daß wir die Genese der Samenkörperchen mit allen ihren einzelnen Zügen und Modificationen bereits vollständig erkannt hätten. Allerdings glaube ich, daß die oben aufgestellten drei Bildungstypen in der That ihre volle Berechtigung haben, aber daneben halte ich es auch für keineswegs unwahrscheinlich, daß wir über kurz oder lang noch gewisse Entwickelungsvorgänge kennen lernen, durch welche die Verschiedenheiten jener Typen vielleicht allmälig ihre Ausgleichung finden. Schon heute kennen wir einzelne Thatsachen, die hierauf hinweisen. Zu diesen rechne ich namentlich die Bildungsart der Samenkörperchen bei Iulus sabulosus und den Salamandrinen. In der ersteren haben wir gewissermaßen eine Zwischenstufe zwischen Typus 1 und 2, in der anderen zwischen Typus 1 und 3. Auch außer den Salamandrinen giebt es vielleicht noch manche andere Thiere, deren Samenfäden beständig von der Membran ihrer Bildungszelle eng umhüllt bleiben. Ich erinnere nur daran, daß Kölliker an den ausgestreckten Samenfäden von Helix noch längere Zeit die Reste der Mutterzellen in Form von größeren oder kleineren Anschwellungen und Knötchen beobachten konnte, daß ähnliche Knötchen auch mitunter an den Samenfäden des Menschen (Dujardin), des Kaninchens (Kölliker), der Ratte (Wagner und Leuckart), des Frosches (Kölliker), der Schmetterlinge (Meyer) vorkommen. Bei der Ratte habe ich deutlich gesehen, daß diese Knötchen nicht etwa eine Verdickung des Samenfadens sind, sondern eine fremde Masse im Umkreis desselben.

Uebrigens halte ich es keineswegs für so unumgänglich nothwendig, wie Reichert, daß die Samenkörperchen aller Thiere genau auf dieselbe Weise sich entwickeln. Es existiren einmal Verschiedenheiten zwischen denselben, die nur durch die gezwungensten Hypothesen sich hinwegleugnen lassen (vgl. Reichert a. a. O. S. 130), und diese werden doch sicherlich auch in der Entwickelungsgeschichte ihre Begründung finden. Für den morphologischen Zusammenhang der verschiedenen Formen ist es aber jedenfalls bezeichnend, wenn wir wahrnehmen, wie diese Verschiedenheiten erst in den letzten Stadien der Entwickelung auftreten, während die ersten Zustände in allen Fällen genau dieselben sind.

Nachdem zuerst die wahre Natur der Samenkörperchen entdeckt war, hörte man nicht selten die Behauptung (vgl. Lallemand, Annal. des scienc. nat. 1841. T. XV. p. 75 ff.) — und noch heute wird diese von manchen Physiologen wiederholt —, daß die Samenkörperchen den Eiern analog, daß sie »die männlichen Eier« seien. Nach unseren früheren Bemerkungen dürfen wir diese Behauptung ohne Weiteres als eine irrige bezeichnen. Nicht die Samenkörperchen sind es, die den Eiern entsprechen, sondern die Keimzellen der Samenkörperchen. Aus einer Metamorphose der Keimzellen hervorgegangen, die den Eiern fremd bleibt, finden die Samenkörperchen in den Producten der weiblichen Geschlechtsthätigkeit keine Re-

---

nen derselben (Kernkörperchen, K.) — vgl. Tab. I. Fig. 5 a und Fig. 4 a auf der einen Seite und Tab. II. Fig. 31 m und h auf der anderen — nicht größer.

[1]) Auch bei Gammarus pulex schien es mir, als sei der ursprünglich ovale Kopf der Samenfäden nichts Anderes als der Kern der Samenzelle, an den sich der spätere Faden anbilde.

Digitized by Google

präsentanten. Auch mit den Dotterkörperchen möchten wir sie nicht vergleichen, wie es van Beneden (Hist. nat. des polypes comp. p. 92) thut, obgleich wir immerhin zugeben, daß dieser Vergleich der Wahrheit schon viel näher kommt, als der Vergleich mit den Eiern.

Vergleich der thierischen und vegetabilischen [1]) Geschlechtsproducte.

Von dem Geschlechte und den Geschlechtsproducten der Pflanzen zu sprechen, ist heutigen Tages allerdings eine mißliche Sache. Es sind so verschiedene, so widersprechende Ansichten, die sich hierüber geltend machen, daß es fast anmaßend erscheinen könnte, ohne die umfassendsten und sorgfältigsten Untersuchungen, sich hier ein Urtheil zu erlauben.

Linné beschränkte bekanntlich das Vorkommen der geschlechtlichen Vermehrung in dem Pflanzenreiche auf seine Abtheilung der Phanerogamen. Antheren und Pistille, die Haupttheile der Blüthe, betrachtete er als männliche und weibliche Organe, den Inhalt derselben, die Pollenkörner und Eichen, als männliche und weibliche Zeugungsstoffe. Allerdings war diese Annahme nur eine Hypothese, aber sie schien vollkommen gerechtfertigt, seitdem durch Kölreuter's Versuche die Möglichkeit der Bastarderzeugung, und später durch die glänzenden Entdeckungen von Amici der unmittelbare Contact des Pollens und der Eichen (mittelst des sogenannten Pollenschlauches) nachgewiesen wurde. Der Widerspruch, den die Lehre von Linné anfangs erfahren hatte, verstummte. Da aber erschien ganz unerwarteter Weise eine Arbeit von Schleiden, durch welche mit neuen und schweren Gründen diese Lehre bekämpft, ihre Berechtigung in Frage gestellt wurde. Schleiden wollte gefunden haben, daß Pollen und Eichen sich nicht nur berührten, sondern daß der Pollenschlauch sogar in das Eichen hineinwachse und sich hier, im Inneren des Eichens, in den Embryo verwandele.

Der Streit, der hierüber entbrannte, ist heute noch nicht geschlichtet. Beide Parteien — und beide zählen die gewichtigsten Autoritäten unter ihren Anhängern — erklären die Zeugungslehre der Phanerogamen für eine »abgemachte« Sache, beide für abgemacht in ihrem Sinne. Nach den neueren Beobachtungen von Amici und Mohl, die durch die ausgedehnten Untersuchungen von Hoffmeister und Tulasne bestätigt wurden, schien es freilich wirklich, als sei der Irrthum der Schleiden'schen Behauptung nachgewiesen, aber seitdem ist in Schacht wiederum ein neuer und gewandter Vertheidiger für diese Lehre in die Schranken getreten.

Mitten in diesen Zwiespalt der Ansichten und Meinungen fiel eine Reihe von wichtigen Entdeckungen über die Fortpflanzung der kryptogamischen Gewächse, die nach Linné nur auf ungeschlechtlichem Wege, durch sogenannte Sporen, sich vermehren sollten. Schon seit längerer Zeit war man bei mehreren dieser Pflanzen, namentlich den Moosen, auf gewisse Organe aufmerksam geworden, die nach der Zeit, in der sie erschienen, nach Vorkommen und Stellung offenbar eine gewisse Beziehung zu der Fructification hatten. Man mußte sich sogar überzeugen, daß die Moose nur bei gleichzeitiger Anwesenheit dieser Organe Früchte trugen und im anderen Falle steril waren, wie die phanerogamischen Gewächse bei Mangel der Antheren.

---

[1]) Vgl. H. Mohl, dieses Handwörterb. Bd. IV. S. 274—292.

Digitized by Google

Trotzdem blieb die physiologische Bedeutung dieser Gebilde unbekannt. Ihr Name, der der Antheridien, knüpfte nur an eine Vermuthung, nicht an eine wirkliche wissenschaftliche Erkenntniß an. Selbst die Entdeckung, daß die Antheridien der Moose und Lebermoose, wie die männlichen Zeugungsorgane der Thiere, zur Zeit der Reife gewisse bewegliche Fäden enthielten (Unger), konnte die Frage nach der Natur dieser Theile nicht sonderlich fördern. Die Fäden galten, wie damals die Samenfäden überhaupt, als Thiere und wurden unter dem Namen Spirillum bryozoon den Infusorien zugerechnet.

So standen die Sachen, im Wesentlichen unverändert, bis zum Jahre 1848, in dem plötzlich eine Arbeit des Grafen Leszczyc-Suminski (zur Entwickelungsgeschichte der Farrenkräuter) über die Entwickelung und Fortpflanzung der höheren Kryptogamen ein neues Licht verbreitete. Seit der Zeit haben wir durch zahlreiche Erfahrungen allmälig die Ueberzeugung gewonnen, daß zu gewissen Zeiten bei allen sogenannten Blattkryptogamen nicht bloß jene Antheridien mit Schwärmfäden, sondern auch andere eigenthümliche Organe von röhrenförmiger Gestalt, sogenannte Archegonien, vorkommen, die eine Zelle im Inneren einschließen, aus der sich späterhin eine neue Pflanze entwickelt [1]). Daß dieses nur unter dem Einflusse der Schwärmfäden geschieht, daß es sich — mit anderen Worten — hier um eine wirkliche Befruchtung, um Zeugungsstoffe handelt, die den thierischen Samenkörperchen und Eiern entsprechen, ist jetzt wohl ganz allgemein, auch von den Gegnern der Sexualtheorie bei den Phanerogamen, anerkannt. Selbst wenn man jene Angaben in Zweifel ziehen wollte, nach denen die Samenfäden bereits im Inneren der Archegonien beobachtet sind, so giebt es doch indirecte Beweise in Menge, die hier die Nothwendigkeit eines Zusammenwirkens von Samenfäden und Eichen, die das Zustandekommen einer wirklichen Befruchtung zur Genüge darthun.

Auffallender Weise finden sich nun aber diese Antheridien und Archegonien mit ihren Zeugungsstoffen in der Regel nicht an den ausgebildeten Pflanzen mit Stengel und Blatt, sondern auf dem sogenannten Vorkeim oder Keimpflänzchen (Proembryo), einem thallusähnlichen einfachen Gebilde, das sich aus den keimenden Sporen zu einem eigenen Pflänzchen entwickelt hat. Nur bei den Moosen ist es der blatttragende Stengel, der die Fortpflanzungsorgane besitzt. Das Product der Befruchtung ist bei ihnen nur die Entwickelung der gestielten Sporenkapsel.

Wir werden späterhin noch einmal Gelegenheit finden, auf diesen merkwürdigen Umstand zurückzukommen. Einstweilen genügt es uns, zu wissen, daß die Blattkryptogamen wirklich Pflanzen mit unzweifelhaftem Geschlecht, mit Samenfäden und Eiern, sind.

Die Samenelemente dieser Pflanzen (vgl. hierüber die Beobachtungen und Zusammenstellungen von Schacht, physiologische Botanik. 1852. S. 107) sind ohne Ausnahme, wie ihr Namen schon angiebt, lineare Fäden, wie die Samenfäden der Thiere, aber nicht gestreckt, wie diese gewöhnlich, sondern korkzieherförmig, mit mehr oder weniger umfangreichen Windungen. Ihre Bewegungen sind unregelmäßig, bohrend, tragen hier und da aber auch denselben Schein der Willkür, den wir früher schon bei manchen thierischen Samenfäden hervorgehoben haben. Im Wasser

[1]) Die blattlosen Kryptogamen (auch die Florideen) haben, wie es scheint, weder Antheridien, noch Archegonien. Ihre Vermehrung geschieht in der That — nach allen bisherigen Erfahrungen — nur auf ungeschlechtlichem Wege.

Digitized by Google

dauert ihre Beweglichkeit stunden-, ja tagelang fort, während Jod und Alkohol (und andere chemisch wirkende Reagentien) sie augenblicklich aufheben.

Bei den Lebermoosen, bei Chara und den Equisetaceen trägt der Schwärmfaden an seinem Vorderende einen langen und dünnen peitschenschnurförmigen Anhang, der sich bald spiralig aufrollt, bald auch unregelmäßig hin und her schwingt und das eigentliche Locomotionsorgan darstellt. Die Samenfäden der Equisetaceen sind außerdem auch noch mit flimmernden Wimpern bekleidet [1]). Eben solche Wimpern finden sich an den Samenfäden der Farrenkräuter, die überdies zum Theil sogar nach Art der thierischen Samenfäden contractil sind, die einzelnen Windungen wenigstens nähern und entfernen können.

Spricht sich nun schon in diesen Verhältnissen, neben manchen eigenthümlichen Zügen, eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den Samenfäden der Thiere aus, so wird dieselbe doch noch weit augenfälliger, wenn wir sehen, daß die Entwickelung der Schwärmfäden genau dieselben Vorgänge wiederholt, die wir oben für die thierischen Samenfäden kennen gelernt haben. Die Schwärmfäden entstehen auf endogenem Wege, einzeln in Zellen, die selbst wiederum zu vier oder mehreren in größeren Mutterzellen und zwar durch Theilung und membranöse Umhüllung des Inhaltes (Schacht) ihren Ursprung nehmen. Nicht selten sieht man Fäden, die den Rest der Bildungszelle als anhängende Bläschen oder Scheiben noch eine Zeitlang mit sich umherschleppen. Im Anfang enthält eine jede Bildungszelle einen deutlichen Kern, der späterhin fehlt. Nach den Angaben von Schacht soll er sich durch Längsstreckung und Wachsthum in den Samenfaden umwandeln.

Die Eichen der Blattkryptogamen sind einfache Zellen mit Kern und Kernkörperchen, wie die thierischen Eier. Sie liegen im Grunde der Archegonien, am Ende des röhrenförmigen Ganges, den diese im ausgebildeten Zustand umschließen und zwar beständig in einfacher Anzahl. Ihre Bildung fällt in eine Zeit, in der die Archegonien einen noch soliden Zellenhaufen darstellen, die Stelle des Canales noch von einer Längsreihe einfacher Zellen eingenommen ist. Die unterste dieser Zellen ist die Mutterzelle des Eichens, das sich nach den Beobachtungen von Hoffmeister (vgl. Unters. der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen S. 37 u. a. a. O.) ganz einfach um den primären Kern der Mutterzelle herum bildet.

Was man bei den phaneroganischen Gewächsen früher das Eichen nannte, ist ein sehr abweichendes zusammengesetztes Gebilde, ein Zellenhaufen von bestimmter Anordnung, der in die innere Hülle des sogenannten Fruchtknotens warzenförmig hervorspringt und nach seinem morphologischen Werthe gewiß mit Recht von Schleiden u. A. als eine Knospe, Samenknospe, gemmula, bezeichnet wird. Wie jede andere Knospe, so besteht auch sie aus einem Stammtheil, dem Knospenkern (nucleus) und aus blattartigen Anhängen, die den Knospenkern als geschlossene Hüllen (integumenta) dicht umgeben und nur das vordere Ende desselben frei lassen. Daß diese Deutung richtig ist, geht nicht nur aus der Entwickelungsgeschichte, sondern auch aus gewissen monströsen Bildungen hervor, in denen der Rand der Integumente eine mehr oder minder normale Blattfläche entwickelt (A. Braun).

Bevor die Samenknospe noch ihre volle Ausbildung erreicht hat, findet

---

[1]) Thuret beschreibt übrigens auch bei Chara und den Lebermoosen an den Schwärmfäden zwei lange zarte Cilien, die dem Hinterende aufsitzen, von Hoffmeister jedoch nur bei Pellia aufgefunden werden konnte.

Digitized by Google

man (vgl. namentlich Hoffmeister, Entstehung des Embryo der Phanerogamen S. 3) im Centrum des Knospenkernes eine Zelle, die sich weit rascher als die übrigen vergrößert, dieselben allmälig verdrängt und schließlich fast den ganzen Knospenkern erfüllt. Diese Zelle ist der sogenannte Embryonalsack, dasjenige Gebilde, in welchem nach der Befruchtung, wie die Einen sagen, oder nach dem Eintritt des Pollenschlauches, wie Schleiden will, der Embryo entsteht. Vor der Ankunft des Pollenschlauches geht nun aber im Inneren dieses Embryonalsackes eine neue Bildung vor sich. In dem oberen Ende desselben, da, wo die Integumente den Knospenkern frei gelassen haben, hinter dem sogenannten Eimund (micropyle), entstehen einige Kerne, gewöhnlich drei, die je einen Haufen von Substanz um sich ansammeln und durch Bildung einer Umhüllungshaut sich ziemlich bald in eben so viele Zellen verwandeln.

Amici war der Erste, der diese Zellen, die sogenannten Keimbläschen, entdeckt hat. Wenn die Beobachtungen desselben richtig sind — und Mohl, Hoffmeister, Tulasne u. A. haben sie, wie schon oben erwähnt ist, bestätigt —, so sind diese Zellen die wahren Eier der phanerogamischen Gewächse. Kurze Zeit nach dem Zusammentreffen des Pollenschlauches mit dem Embryosacke, soll nämlich auf dieselbe Weise, wie bei den Blattkryptogamen, das eine dieser Bläschen sich in den Embryo verwandeln. Die beiden anderen — nur ein einziges Mal sah Hoffmeister zwei Embryonen in einem Embryonalsacke — werden rasch verdrängt und gehen spurlos unter.

Schacht hat diese Zellen vor Ankunft des Pollenschlauches in der Micropyle gleichfalls gesehen. Aber er hält sie für unwesentlich bei der Bildung des Embryo; er stellt selbst ihr constantes Vorkommen in Abrede.

Es unterliegt indessen keinem Zweifel, daß die Annahme von Amici, Mohl, Hoffmeister u. s. w. aus den mannigfachsten Gründen sehr plausibel ist. Sie bringt eine Einheit in die Entwickelungsvorgänge der Phanerogamen und höheren Kryptogamen, die der combinirende Geist nur ungern vermissen würde. Allerdings bleiben immer noch gewisse Verschiedenheiten zwischen beiden Entwickelungsweisen, doch nur in ihren Extremen treten diese so schroff einander gegenüber, wie es nach unseren aphoristischen Bemerkungen erscheinen möchte. Schon Hoffmeister hat darauf hingewiesen, daß bei manchen Phanerogamen (den Coniferen) in der Bildung des Embryonalsackes und dem Auftreten der Eichen Verhältnisse stattfinden, die an die Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Blattkryptogamen anknüpfen, und umgekehrt beobachtet man unter diesen bei den Rhizocarpeen durch einfachere Bildung des Proembryo eine unverkennbare Annäherung an die phanerogamischen Gewächse.

Doch die Frage, um die es sich hier handelt, kann nicht auf dem Gebiete der Induction, sondern nur auf dem der Beobachtung entschieden werden. Nur so lange es sich noch um ein »Wahrscheinlich« oder »Unwahrscheinlich« handelt, darf die Analogie als ein berechtigtes Glied in den Kreis der Beweisgründe mit eintreten.

Wenn es jemals gelingen sollte, bei einem phanerogamischen Gewächse, vielleicht bei den Cycadeen oder Coniferen, wie es Hoffmeister für nicht unwahrscheinlich hält, in den Pollenkörnern oder statt derselben Samenfäden aufzufinden, so würde die Lehre von der Sexualität der Phanerogamen im Linné'schen Sinne gewiß vor allen weiteren Angriffen gesichert sein. Indessen dazu sind nach meiner Meinung wenig Aussichten. Eine andere Frage

Digitized by Google

aber ist es, ob denn die Pollenkörner und Schwärmfäden wirklich so verschiedenartige Gebilde sind, daß sie, wie Schacht behauptet schon deßhalb niemals dieselbe physiologische Bedeutung haben können. Und diese Frage glaube ich — freilich nur nach den Gesetzen der Analogie — auf das Entschiedenste verneinen zu müssen.

Für die Thiere wissen wir mit Bestimmtheit, daß die beweglichen Fäden des reifen und zeugungskräftigen Samens in manchen Fällen von anderen abweichenden Bildungen vertreten werden. Ich erinnere nur an die Nematoden und ihre zelligen Samenkörperchen, die von den Samenfäden der übrigen Würmer, denen sie physiologisch entsprechen, histologisch in der That nicht weniger verschieden sind, als die bekanntlich gleichfalls zellenförmigen Pollenkörner von den Schwärmfäden. Und zwischen den Pollenkörnern der phanerogamischen Gewächse und den Samenkörperchen der Nematoden herrscht nicht bloß in Form und Bildung eine gewisse Aehnlichkeit, wie etwa zwischen den Schwärmfäden und den thierischen Samenfäden, sondern auch (nach den Untersuchungen von Nägeli, Mohl u. A.) eine vollständige Uebereinstimmung der Entwickelungsweise. Wie die Samenkörperchen der Nematoden, so entstehen auch die Pollenkörner je zu vier in einer Mutterzelle, indem der Inhalt derselben sich theilt und jede Theilungskugel eine Zellenhülle ausscheidet [1]). Was wir von den morphologischen Beziehungen der zellenförmigen Samenkörperchen und der Samenfäden bei den Thieren gesagt haben, dasselbe gilt auch für die Pollenkörner und Schwärmfäden. Nach der Analogie steht der Deutung der Pollenkörner als ausgebildeter Samenelemente Nichts im Wege.

3. Reifung und Lösung der Geschlechtsproducte.

Pubertät.

Die Fähigkeit der geschlechtlichen Vermehrung beginnt bei den meisten Thieren, sobald die Generationsorgane ihre formelle Ausbildung erreicht haben. Die plastischen Vorgänge, von denen die Entwickelung der Genitalien begleitet oder vielmehr bedingt wird, führen diese dann auch ohne weitere Unterbrechung ihrer functionellen Wirksamkeit entgegen. So ist es namentlich bei den kleineren und niederen Thierformen, bei denen sich die Geschlechtsorgane, wie wir schon oben gesehen haben, gewöhnlich erst ziemlich spät nach der Geburt entwickeln. Bei den größeren und höheren Thieren, bei denen die Bildung der Geschlechtsorgane noch in die Zeit des Embryonenlebens hineinfällt, folgt dagegen auf diese Bildung zunächst ein kürzeres oder längeres Stadium der physiologischen Indifferenz. Monate und Jahre vergehen, bevor diese Thiere die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung erlangen, bevor sie, wie man sagt, in das Stadium der Geschlechtsreife (pubertas) hineintreten.

Durch unsere erste Betrachtung über die Fruchtbarkeit der Thiere und die Gründe ihrer Verschiedenheiten hat diese Erscheinung, wie wir hoffen, einiges Licht gewonnen. So lange der Körper für seine eigene Ausbildung, für Wachsthum und Entwickelung, noch eine größere Menge von Bildungs-

[1]) Schon Robin hat (Compt. rend. T. XXVII. p. 424) auf diese Uebereinstimmung in der Bildungsweise der Pollenkörner und der Samenkörperchen bei den Nematoden hingewiesen.

Digitized by Google

material in Anspruch nimmt, ist es unmöglich, für die Zwecke der geschlechtlichen Fortpflanzung etwas zu erübrigen. Bis dahin bleiben die Organe, wenn auch immerhin vielleicht formell entwickelt, unbrauchbar, klein und ohne jenen reichlichen Blutzufluß, der zur Reifung der Zeugungsproducte, wie zur Ausübung der sonstigen Geschlechtsthätigkeiten nothwendig ist. Bis dahin fehlen auch, wie wir schon früher erwähnt haben, die meisten jener auffallenden körperlichen und geistigen Verschiedenheiten zwischen weiblichen und männlichen Individuen, die zunächst nur für die Aufgaben und Leistungen des geschlechtlichen Lebens Bedeutung und Beziehung haben.

Wenn wir dieses festhalten, dann wird es auch erklärlich, warum im Allgemeinen gerade die Größe der Thiere einen ungefähren Maßstab für den Eintritt der Geschlechtsreife abgiebt. Bei den größeren Thieren, die für ihre vollständige Ausbildung eine längere Zeit, ein reichlicheres Material in Anspruch nehmen, wird ja natürlich jenes Verhältniß zwischen Verbrauch und Einnahme, von dem wir die Fähigkeit der Fortpflanzung abhängig gefunden haben, erst später eintreten als bei den kleineren.

Die meisten Wirbellosen, auch die kleineren Vögel und Säugethiere werden bereits im ersten oder zweiten Jahre ihres Lebens geschlechtsreif, andere, wie die größeren Raubvögel, Hühner und Wasservögel, der Löwe, der Ochs, das Pferd u. s. w. im dritten, die größeren Affen, das Lama u. a. im vierten, das Kameel im fünften, das Rhinoceros im achtzehnten, der Elephant sogar erst im dreißigsten Jahre (vgl. für die Säugethiere Buffon l. c. T. IX. p. 30). Durch Reichlichkeit der Nahrung wird der Eintritt der Pubertät befördert, durch Spärlichkeit derselben verlangsamt, und daher mag es denn auch kommen, daß die Hausthiere durchschnittlich früher geschlechtsreif werden, als ihre wildlebenden Stammeltern. Ebenso gelangen die weiblichen Individuen, die ihre Körperentwickelung bekanntlich etwas schneller vollenden (bei den Hausthieren wenigstens), früher als die männlichen zur Geschlechtsreife.

Die Pubertät des Menschen fällt durchschnittlich zwischen das vierzehnte und achtzehnte Lebensjahr, bei den Mädchen zwischen das vierzehnte bis sechzehnte, bei den Knaben zwischen das funfzehnte bis achtzehnte. Im Einzelnen zeigen sich hier aber viele Schwankungen. Erziehung und Lebensweise, individuelle und allgemeinere Umstände der mannigfachsten Art dienen als beschleunigende oder retardirende Momente (vgl. Brierre de Boismont, die Menstruation, übersetzt von Kraft: Raciborski, de la puberté etc.). Ein Leben voller körperlicher Anstrengungen und Entbehrung hält den Eintritt der Pubertät in der Regel zurück, während Ueberfluß und üppige Erziehung umgekehrt ihn beschleunigt. In den höheren Ständen und den größeren Städten erscheint die Pubertät durchschnittlich früher, als in den niederen Volksclassen und auf dem Lande. Allerdings gelten diese Angaben zunächst nur für das weibliche Geschlecht, bei dem sich der Eintritt der Pubertät durch die Menstruation so auffallend auszeichnet, derartige Untersuchungen also auch weit leichter sich anstellen lassen, als bei den männlichen Individuen.

Daß auch das Klima auf den Eintritt der geschlechtlichen Reife influire, daß derselbe in den tropischen Gegenden, zwischen den Wendekreisen früher, als in den arctischen Ländern erfolge, ist eine alte Erfahrung, die ebensowohl für den Menschen, als auch für andere kosmopolitische Thiere gilt.

Digitized by Google

Freilich hat man diesen Einfluß nicht selten wohl allzuhoch angeschlagen [1]), wie aus den neueren umfassenden Zusammenstellungen hervorgeht. Nach Tilt (Monthly Journ. 1850. Oct.), der eine Zahl von 10422 Fällen vergleichen konnte, tritt die Menstruation ein:

in der heißen Zone	bei einem	mittleren	Alter	von	13	J.	0	Mt.	16 Tg.
in der gemäßigten Zone	»	»	»	»	14	»	4	»	4 »
in der kalten Zone	»	»	»	»	15	»	10	»	5 »

Aehnliche Resultate haben die gleichfalls sehr ausgedehnten Untersuchungen von Robertson (Essay and notes of the physiology of woman) geliefert, nach denen die Pubertät bei den Hinduweibern durchschnittlich etwa 20 Monate früher eintrit, als bei den Engländerinnen.

Trotz diesen Thatsachen behauptet übrigens Robertson, daß die klimatischen Verschiedenheiten ohne Bedeutung für den früheren oder späteren Eintritt der Pubertät seien. Die Unterschiede in demselben sollen nur durch gewisse zufällige und vorübergehende Momente in der Lebensweise, Sitte u. s. w. (bei den Hindus z. B. durch die Sitte der frühen Verheirathung) bedingt werden. Ich muß indessen gestehen, daß ich diese Ansicht nicht theilen kann, wenn ich auch auf der anderen Seite den Einfluß solcher zufälligen Momente nicht in Abrede stelle. Daß Lebensweise und Sitte in letzter Instanz doch wohl größtentheils nur aus den klimatischen und ähnlichen Verhältnissen hervorgehen, will ich hier nicht einmal geltend machen, aber darauf muß ich einen besonderen Nachdruck legen, daß in den wärmeren Ländern, unter dem günstigen Einfluß der verschiedensten äußeren Lebensbedingungen, die Gesammtentwickelung des Körpers anerkanntermaßen schneller vor sich geht als in den kälteren, die physiologischen Bedingungen für den Eintritt der Pubertät also auch wohl früher erfüllt werden.

Uebrigens darf man nicht glauben, daß der Eintritt der Geschlechtsreife nun auch sogleich den Culminationspunkt der geschlechtlichen Leistungen bezeichne. Wir finden im Gegentheil, daß sich das Fortpflanzungsgeschäft erst nach und nach mit ihm entwickelt. Der erste Zeugungsact liefert in der Regel, wenn er wenigstens unmittelbar an den Eintritt der Pubertät anknüpft, nur eine schwächliche [2]), bei den mehrgebährenden Thieren fast immer auch eine weniger zahlreiche [3]) Nachkommenschaft. Die Möglichkeit der Production ist anfangs, bei den immer noch größeren individuellen Anforderungen und Bedürfnissen beschränkter, als späterhin, wenn der Körper seine vollständige Ausbildung erreicht hat.

---

[1]) So z. B. Clay (Times 1844, Nov. oder Schmidt's Jahrbücher Bd. XLVIII. S. 67), nach welchem die Mannbarkeit der Mädchen eintritt:

in ganz tropischen Ländern	bei	8—11	Jahren
in Abyssinien, Indien, der Türkei. .	»	9—11	»
in Frankreich, Italien, Spanien . .	»	11—13	»
in England	»	13—15	»
in Island, Lappland, Grönland . .	»	17—20	»

[2]) Bei den Schafen, Kühen und anderen Hausthieren werden die ersten Jungen bekanntlich nicht zur Zucht verwendet, weil sie erfahrungsmäßig den Anforderungen der Landwirthe nicht entsprechen.

[3]) Bei einem Carcinus maenas von 14 Gr. fand ich höchstens 20000 Eier, bei einem anderen von 800 Gr. dagegen über 3000000. Das junge Schwein wirft 3—6 Junge auf einem Male, das alte 8—16. So kommen auch bei dem Menschen Geburten von Drillingen, Vierlingen u. s. w. fast immer nur bei solchen Frauen vor, die über 30 Jahre alt sind.

Digitized by Google

Hat sich nun die Zeugungsfähigkeit der Thiere eine bestimmte längere oder kürzere Zeit — und auch hier ist (vgl. Buffon a. a. O.) im Allgemeinen die Körpergröße maßgebend — auf ihrem Höhepunkte erhalten, so beginnt sie ganz allmälig, wie sie sich entwickelt hat, wieder abzunehmen, bis sie vollständig erlischt. Bei dem menschlichen Weibe geschieht dieses in der Regel zwischen dem 45. und 50. Jahre, bei dem Manne später, etwa um das 60. Jahr. Indessen fehlt es nicht an Beispielen, daß Männer noch im 70. Lebensjahre, ja sogar im 100. und darüber im vollen Besitz ihrer geschlechtlichen Fähigkeiten waren.

Auch dieses ist eine Erscheinung, die sich mit unserer Ansicht von der physiologischen Abhängigkeit der geschlechtlichen Leistungen sehr wohl vereinigen läßt. Die Größe der Nahrungszufuhr mag immerhin im Alter dieselbe sein, wie früher; aber die Organe sind nicht mehr im Stande, die eingeführten Stoffe so sorgfältig und vollständig zu verarbeiten, aus ihnen die gleiche Quantität von Bildungsmaterial zu gewinnen. Die Art und Natur der Veränderungen, die in solcher Weise das Zeugungsvermögen schwächen und zerstören, kennen wir freilich noch nicht, aber sonder Zweifel sind sie dieselben, die am Ende den Stillstand der ganzen thierischen Maschine herbeiführen. Das Aufhören des Zeugungsvermögens ist das erste Zeichen des nahenden Todes.

Brunst.

(Gelbe Körper. Menstruation)

Der Eintritt der Pubertät charakterisirt sich durch eine Reihe von körperlichen Veränderungen, von Instincthandlungen und psychischen Vorgängen, die nach Art und Umfang bei den einzelnen Thierformen außerordentlich wechseln, aber in allen Fällen zu den Aufgaben des geschlechtlichen Lebens eine unverkennbare Beziehung haben. So lange die Thiere nur für ihre eigene Erhaltung zu sorgen hatten, mochten die früheren Zustände ausreichen, jetzt aber, wo es gilt, eine Nachkommenschaft zu erzeugen, je nach den Umständen auch Pflege und Erziehung derselben zu übernehmen, jetzt beginnen eine Menge von neuen Leistungen, die an die körperliche und geistige Organisation eben so viele neue Anforderungen stellen.

Schon oben, bei der Betrachtung und physiologischen Analyse der Geschlechtseigenthümlichkeiten haben wir die Veränderungen in der äußeren Körperform und Ausrüstung, die bei weiblichen und männlichen Thieren diesen Anforderungen des geschlechtlichen Lebens entsprechen, kennen gelernt. Aber sie sind nicht die einzigen, ja nicht einmal die wesentlichen, die zur Zeit der geschlechtlichen Reife eintreten. Außer ihnen gehen, namentlich auch mit den Geschlechtsorganen im engeren Sinne des Wortes, mit den Keimdrüsen und Leitungsapparaten gewisse Veränderungen vor sich, die wegen ihrer allgemeinen Verbreitung und ihrer hohen Bedeutung für den ganzen Proceß der Fortpflanzung unsere volle Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

Die Art und den Umfang dieser letzteren Veränderungen werden wir im Allgemeinen ziemlich richtig bezeichnen, wenn wir sagen, daß sie *eben sowohl die Reifung der Geschlechtsproducte, als auch den Austritt derselben durch die Leitungscanäle* vermitteln und begleiten.

Reifung und Austritt der Zeugungsproducte sind Erscheinungen, die in der ganzen Thierwelt *selbstständig und ohne weitere Einwir-*

Digitized by Google

kungen von außen zur Zeit der Geschlechtsreife vor sich gehen. Für die Mehrzahl der Thiere hat man diese Thatsache schon seit langer Zeit gekannt. Man hatte ja täglich Gelegenheit, sich davon zu überzeugen, daß nicht bloß die Leitungsapparate der brünstigen männlichen Thiere strotzend mit Sperma gefüllt waren, sondern auch die weiblichen Individuen theils constant (Fische, Frösche u. a.) ohne weiteres Zuthun der Männchen ihre Eier ablegten, theils auch, von denselben zufällig getrennt (Insecten, Vögel u. s. w.), in gewöhnlicher Weise dieses Geschäft verrichteten. Nur bei den Säugethieren und dem Menschen sollte es sich anders verhalten. Freilich konnte man nicht in Abrede stellen, daß die Samenelemente auch hier ohne Weiteres aus den Hoden in die Vasa deferentia übertraten, aber die Eichen dieser Thiere, so behauptete man, sollten immer nur nach vorausgegangenem Coitus durch die Wirkung des männlichen Samens zur Reife oder doch wenigstens zur Lösung gelangen.

Vergebens machten schon manche ältere Forscher, Vallisnieri, Santorini, Haighton, Cruikshank, Meckel, Blumenbach u. A. die Erfahrung, daß auch die Eierstöcke von Jungfrauen, die niemals einem Manne beigewohnt hatten, nicht selten gewisse Veränderungen darböten, wie sie sonst nur zur Zeit der Schwangerschaft vorkommen. Sie konnten die Autorität der herrschenden Meinung um so weniger erschüttern, als man bei der Unbekanntschaft mit dem wahren weiblichen Eichen die etwaigen Beziehungen dieser Veränderungen zu den Schicksalen derselben nicht gehörig zu würdigen verstand. Allerdings mußte man sich später davon überzeugen, daß diese Veränderungen in der That nur von dem Austritte der Eichen herrührten, aber jene Ansicht war zu tief gewurzelt, als daß man sie ohne Weiteres sogleich hätte aufgeben können. Selbst als die Beobachtungen von dem Vorkommen geplatzter und veränderter Graaf'scher Follikel (der sogenannten gelben Körper) ohne vorausgegangene Begattung sich mehrten, als englische und französische Forscher, vor Allen Pouchet (théorie positive de la fécondation des mammifères, Paris 1842), mit größter Bestimmtheit auch für den Menschen und die Säugethiere die spontane, von der Begattung unabhängige Lösung der Eier behaupteten, gab es noch Zweifler in Menge. Die ausgetretenen Eier hatte noch Niemand gesehen, Niemand auf ihrem Wege nach außen verfolgt. Die neue Lehre mochte noch so glaubhaft erscheinen, der volle Beweis für die Objectivität ihrer Wahrheit war noch nicht geliefert. Und diesen verdanken wir erst den unermüdlichen Forschungen Bischoff's. Seit den berühmten Untersuchungen, die derselbe an Hunden, Schafen, Schweinen u. a. angestellt hat (Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Lösung der Eier bei den Säugethieren und Menschen. Gießen. 1844), steht es als unzweifelhafte Thatsache fest, daß auch die Eier der Säugethiere selbstständig zu gewissen Zeiten reifen, nach der Reife ohne alle äußere Einwirkung sich loslösen und in die Leitungsapparate hineintreten. Sonder Zweifel würde man überhaupt niemals daran gedacht haben, den Säugethieren hier eine exceptionelle Stellung zuzuschreiben, wenn die Kleinheit ihrer Eier nicht die Schicksale derselben in ein tiefes Dunkel gehüllt hätte.

Es sind allerdings erst wenige Säugethiere, bei denen die spontane Reifung und Lösung der Eier nachgewiesen ist, allein trotzdem ist es wohl keine Frage, daß sich alle Arten in dieser Hinsicht gleich verhalten. Für die Meerschweinchen kann ich solches aus eigener Erfahrung bestätigen. Ich fand bei einem Weibchen, das schon seit längerer Zeit von dem Männchen

Digitized by Google

abgesondert war, etwa 15 Stunden nachdem es geboren hatte, an dem linken Ovarium zwei frische gelbe Körper und in dem entsprechenden Eileiter, ungefähr 1″ von der Oeffnung derselben entfernt, die dazu gehörenden Eier. (Die Conception erfolgt bei den Meerschweinchen, wie bei einigen anderen kleineren Säugethieren, z. B. der Maus, in der Regel unmittelbar nach der Geburtsarbeit.) Zu den Arten, für welche dieser Nachweis noch nicht mit gehöriger Schärfe geliefert ist, gehört auch der Mensch. Es ist dieses um so mehr zu bedauern, als das weibliche Geschlechtsleben desselben, wie wir uns bald überzeugen werden, gewisse Eigenthümlichkeiten darbietet, die in manchen Augen noch heute der Behauptung einigen Rückhalt geben, daß der Mensch in der That sich so verhalte, wie man es früher irrthümlicher Weise für alle Säugethiere annahm. Wer indessen die Umstände berücksichtigt, unter denen gewöhnlich die menschlichen Leichen zur Untersuchung kommen, wer aus eigener Erfahrung die Schwierigkeiten kennt, die gerade in den menschlichen Eileitern das Auffinden der Eichen fast bis zur Unmögkeit erschweren, wird hierauf kein größeres Gewicht legen, am allerwenigsten aber aus den bisherigen Resultaten unserer Untersuchungen etwa eine Stütze für die Behauptung entnehmen, daß der Mensch wirklich außerhalb eines Gesetzes stehe, dem die ganze übrige thierische Schöpfung sich fügt.

Die Ausbildung und Entleerung der Zeugungsproducte, die mit dem Eintritt der Geschlechtsreife anhebt, geht von da nun aber nicht etwa ununterbrochen während des ganzen übrigen Lebens vor sich, sondern ist vielmehr an gewisse periodisch wiederkehrende Zeitabschnitte, an die sogenannten Brunsten, geknüpft. Auf jede Brunst folgt eine längere oder kürzere Zeit der Ruhe, in der die Thätigkeit der Geschlechtsorgane aufhört und das ganze Geschlechtsleben, je nach der Länge dieser Zwischenzeit, mehr oder minder vollständig wiederum einem Stadium der physiologischen Indifferenz, wie vor der Geschlechtsreife, Platz macht.

Ist unsere Ansicht von der physiologischen Abhängigkeit der geschlechtlichen Leistungen, wie wir sie früher entwickelt haben, eine begründete, so wird die Brunst der Thiere beständig in jene Zeit fallen müssen, in der sich unter dem Einfluß der wechselnden äußeren Umstände das Verhältniß zwischen den Einnahmen und Ausgaben des individuellen Haushaltes am günstigsten gestaltet. Sie wird ferner um so schneller und häufiger wiederkehren, je mehr Bildungsmaterial die Thiere überhaupt erübrigen, je weniger sie von dieser Menge in den einzelnen Zeugungsacten gebrauchen.

Unsere Kenntnisse über die Brunst der Thiere, die Zeit ihres Eintrittes und ihrer periodischen Wiederkehr, sind dermalen allerdings noch ziemlich dürftig, aber was wir hierüber wissen (vgl. namentlich die Zusammenstellungen von Burdach, a. a. O. I. S. 371, und Duvernoy, Art. Propagation in dem Diction. univers. d'hist. natur.), zeigt schon zur Genüge, daß die angedeuteten Gesichtspunkte in der That ihre volle Berechtigung haben. Bleibt auch hier und da vielleicht noch eine isolirte Erscheinung räthselhaft und unerklärlich — und bei der Beschränktheit unserer Einsicht in den Haushalt der einzelnen Lebensformen kann uns das nicht befremden —, so läßt sich doch die bei Weitem größere Mehrzahl der hier vorkommenden Verschiedenheiten nach dem hervorgehobenen Verhältnisse in ihrer physiologischen Nothwendigkeit begreifen.

Um unsere Behauptung zu rechtfertigen, wollen wir zunächst einige Augenblicke bei den Vögeln verweilen, bei denjenigen Thierformen, die bisher in Bezug auf die äußeren Erscheinungen ihrer Fortpflanzung wohl am

Digitized by Google

genaueſten und beſten bekannt ſein möchten (vgl. Tiedemann, Anat. und Naturgeſch. der Vögel II. S. 2 ff.).

In unſeren gemäßigten Klimaten fällt die erſte jährliche Brunſt dieſer Thiere faſt ganz allgemein in die Monate des Frühlings, in jene Jahreszeit, in der begreiflicher Weiſe der Erwerb einer reichlichen Nahrung, im Vergleich mit dem Winter, bedeutend erleichtert, wie auf der anderen Seite auch die Ausgaben für die Production einer hinreichenden Wärme bedeutend verringert erſcheinen. Es giebt bekanntlich bei uns nur einen einzigen Vogel, der ſein Fortpflanzungsgeſchäft im Winter ausübt, den Kreuzſchnabel, aber dieſer iſt auch vielleicht der einzige, deſſen Hauptnahrung (Fichtenſamen) gerade während der Wintermonate in reichlichſter Menge ſich herbeiſchaffen läßt. Im Allgemeinen ſind es die größeren omnivoren oder fleiſchfreſſenden Arten, die am früheſten im Jahre ihre Eier ablegen, die Raben, Droſſeln, Spechte, Falken, Eulen, dieſelben, die bei der relativen Kleinheit ihrer wärmeausſtrahlenden Körperoberfläche wie bei der Beſchaffenheit ihrer Nahrung den Winter unter viel günſtigeren Verhältniſſen zubringen, als etwa die kleineren Singvögel, die in ihrem Brutgeſchäfte denſelben von allen am ſpäteſten nachfolgen.

Durch einen lange dauernden und ſtrengen Winter wird übrigens das Brutgeſchäft begreiflicher Weiſe im Ganzen retardirt, und umgekehrt durch einen gelinden Winter und zeitigen Frühling beſchleunigt. Ebenſo weiß man auch, daß ſich die Brunſt bei den Vögeln mit weiterer geographiſcher Verbreitung in den ſüdlichen Ländern, in Italien, Spanien, Griechenland, weit früher einſtellt, als in den nördlichen, in Schottland, Norwegen, Schweden. In der Regel ſind es auch die alten, ausgewachſenen Vögel, die ſich zuerſt begatten.

Bei den größeren Vögeln, die, wie wir früherhin geſehen haben, im Allgemeinen nur eine verhältnißmäßig geringe Menge von Bildungsmaterial erübrigen können, bleibt das ganze jährliche Fortpflanzungsgeſchäft in der Regel auf dieſe erſte Brunſt beſchränkt. Aber nicht ſo bei den kleineren, die (weniger conſtant gilt dieſes von den mittelgroßen, den Raben u. ſ. w.) nach einigen Monaten, gewöhnlich in der ſpäteren Hälfte des Sommers, noch eine zweite, mitunter ſogar noch eine dritte und vierte Brut hervorbringen. Die Zahl der Eier in dieſen ſpäteren Bruten iſt allerdings nicht ſelten geringer, ja ſelbſt die Wiederkehr derſelben in einem hohen Grade unſicher und von äußeren Verhältniſſen (Witterung, Nahrung) abhängig, aber alles das erſcheint bei unſerer Auffaſſung als phyſiologiſch wohl begründet. In den Ländern der warmen Zone iſt eine ſolche periodiſche Wiederkehr der Brunſt nach dem übereinſtimmenden Zeugniß der Reiſenden weit allgemeiner und regelmäßiger, auch der Einfluß der wechſelnden Jahreszeiten minder auffallend. So ſollen ſich z. B. in Cayenne ganz allgemein die kleineren Singvögel vier- bis fünfmal fortpflanzen, die Wachteln, Feldhühner, Enten dreimal u. ſ. w. Nur bei den größten Arten, den Adlern, Flamingos u. a., iſt die erſte jährliche Brut auch hier die letzte (Bajon).

Bei den domeſticirten Vögeln kehren auch in mehreren Klimaten dieſe Bruten ungleich häufiger wieder. Bei den Tauben hat man unter dem Einfluſſe einer günſtigen Nahrung deren ſchon zehn und mehr in einem Jahre beobachtet. Bei den Hühnern und Enten, die man durch eine paſſende Behandlung an dem Brutgeſchäfte und dem damit verbundenen Aufwande von Kraft und Material verhindert, fehlen endlich faſt alle Ruhepunkte in dem

Digitized by Google

Fortpflanzungsgeschäfte. Nur durch die strengste Winterkälte und die Periode des Mauserns werden Begattung und Eierlegen derselben unterbrochen.

Für die Brunst der übrigen Thiere gilt im Wesentlichen dasselbe, was wir hier für die Vögel kennen gelernt haben. Der Frühling ist es, dieses »große Hochzeitsfest der Natur«, in dem nicht bloß die Vögel, in dem auch die bei Weitem größere Menge aller anderen Thiere sich fortpflanzt, früher oder später, wie es die individuellen Verhältnisse mit sich bringen. Unter den Säugethieren sind es namentlich die Insectenfresser und Nager, die Hasen, Hamster, Eichhörnchen, Igel zuerst, sodann die Ratten, Mäuse, Siebenschläfer, Spitzmäuse, die zu dieser Zeit sich begatten. Die Brunst der eigentlichen Raubthiere fällt schon in eine frühere Zeit, die der Wölfe, Hunde, Schakals, Katzen in den Januar, die der Füchse, Fischotter, Marder in den Februar. Nur bei den kleinsten Raubthieren, den Wiesel und Hermelinen, verspätet sich dieselbe bis zum ersten Frühling. Im Vergleich mit den Vögeln tritt die Brunst der Säugethiere überhaupt durchschnittlich früher auf, ein Umstand, der sich indessen durch die Verschiedenheit theils in der Körpergröße dieser Thiere und der davon abhängenden Wärmeproduction, theils auch in der materiellen Ausstattung der Eier hinreichend erklären läßt. Die Zeit, in welcher die Säugethiere für die Production ihrer Nachkommenschaft das Meiste verbrauchen, ist nicht die Zeit der Brunst, sondern vielmehr die (spätere) Zeit der Trächtigkeit, und diese verlängert sich auch bei den Raubthieren bis in den Frühling. Das omnivore Wildschwein hat gleichfalls eine winterliche Brunstzeit, sogar noch — was uns bei der ansehnlichen Körpergröße nicht verwundern kann — vor den eigentlichen Raubthieren, im December. Uebrigens giebt es auch einige kaltblütige Thiere, die sich eben so verhalten. Zu diesen gehören namentlich die meisten Gadusarten, viele Salmonen, die Hechte u. a. räuberische Wasserbewohner, die bei ihrer Lebensweise natürlich viel weniger von dem Wechsel der Jahreszeiten berührt werden, als die Landthiere, und überdies den ganzen Sommer hindurch für die materiellen Bedürfnisse ihrer Nachkommenschaft aufsammeln. Schon im Spätherbst findet man die Keimdrüsen dieser Thiere strotzend von Eiern und Sperma. Dasselbe beobachte ich bei dem Frosche und dem Flußkrebs, deren Brutgeschäft sonder Zweifel nur durch die winterliche Ruhe retardirt wird, aber sogleich, in den ersten warmen Frühlingstagen beginnt, sobald die Thiere erwacht sind. (In milden Wintern legt der Flußkrebs seine Eier auch schon im November ab.)

Die Wiederkäuer, die bei dem Mangel einer genügenden Nahrung den Winter kümmerlich, mit großem Verluste, durchleben und an der Vegetation des Frühlings erst ihren eigenen Körper restauriren müssen, werden umgekehrter Weise erst sehr spät, gegen Ende des Sommers, in den gemäßigten Klimaten zum Geschäfte der Fortpflanzung befähigt. Ebenso verhält es sich mit den meisten Insecten, namentlich wiederum mit denen, die sich von Blättern und anderen frischen Pflanzenstoffen ernähren. Die Geschlechtsorgane mit ihren Producten erreichen übrigens bei diesen Thieren in der Regel schon gegen das Ende des Larvenlebens ihre volle Entwickelung. Es ist das ja diejenige Zeit, in der diese Thiere offenbar das Meiste erübrigen können. Sobald sie aus dem Puppenschlafe als ausgebildete Geschöpfe hervorgehen, beginnen sie ihr Fortpflanzungsgeschäft, wie die Frösche nach dem Winterschlafe.

Bei den größeren Säugethieren und Kaltblütern (namentlich bei allen einheimischen Amphibien und Fischen) beschränkt sich die Zahl der jährlichen

Digitized by Google

Brunstzeiten, wie bei den größeren Vögeln, auf eine einzige. Bei den kleineren Arten kehren dieselben jedoch häufiger wieder und oftmals in sehr kurzen Intervallen, deren Dauer allerdings bis jetzt nur für einige wenige Arten mit leidlicher Sicherheit festgestellt ist.

In den wärmeren Klimaten wird sich das voraussichtlich anders verhalten, wie wir es auch wirklich z. B. von den Affen (Cuvier, Meckel, Ehrenberg, Hille), Viverren (Cuvier), Zebras (Cuvier), den Büffeln (Cuvier) und Giraffen (Fr. Cuvier, Owen) wissen, deren Brunst in regelmäßigen Zwischenräumen von etwa vier Wochen wiederkehrt und nur durch die Zeit der Schwangerschaft und Lactation unterbrochen wird.

Daß die Domestification in gleicher Weise die Brunstzeiten der Säugethiere vermehrt, ist eine bekannte Thatsache. Die Hauskatzen und Hunde, die zahmen Schweine und Frettchen empfangen zwei oder selbst drei Mal im Jahre, und bei den zahmen Kaninchen und Meerschweinchen ist das ganze Leben nach erlangter Geschlechtsreife kaum etwas Anderes, als eine beständige Trächtigkeit, ein abwechselndes Gebären und Empfangen. Tritt keine Empfängniß ein, so kehren die Brunsten noch häufiger wieder. So z. B. bei dem Pferde alle vier Wochen, bei den Kühen alle drei Wochen, den Schweinen alle 15 — 18 Tage, dem Schaf (vom September bis Ende December) alle 14 Tage (vergl. Rumann, in Froriep's Notizen 1838. Nr. 150). Bei dem Meerschweinchen scheint die Brunst unter solchen Umständen, nach den Beobachtungen von Bischoff und mir, durchschnittlich etwa in 5 Wochen wieder einzutreten.

Die Dauer der jedesmaligen Brunst zeigt eben solche Verschiedenheiten. Sie beträgt z. B. unter den Säugethieren bei dem Schafe 24 Stunden, der Kuh und Stute etwa 4 Tage, der Hündin deren etwa 9 — 10, unter den Fischen bei dem Rothauge 3 — 4 Tage, dem Brachsen 8 — 9, bei dem Gründling, der nicht alle seine Eier zugleich ausleert, sogar 4 Wochen (Burdach). Indessen gilt das zunächst nur für die weiblichen Thiere. Bei den Männchen hält die Brunst gewöhnlich sehr viel länger an, so lange, daß sie da, wo die einzelnen Perioden nicht zu weit aus einander liegen, überhaupt fast gar keine Intermissionen zu zeigen scheint. Die männlichen Hausthiere, Hengste, Stiere, Böcke, Hunde, Hähne u. s. w. sind daher fast immer zur Begattung geneigt, obgleich sie von den Weibchen gewöhnlich nur (Kuh, Hund) gegen das Ende der Brunstzeit zugelassen werden. Von den männlichen Insecten scheint dasselbe zu gelten, wenigstens findet man bei ihnen fast beständig entwickelte Samenfäden, selbst da, wo die weiblichen Individuen ihre Eier in verschiedenen Zeiträumen absetzen. Die Begattung dieser Thiere ist übrigens nicht so ausschließlich an die Periode der weiblichen Brunst gebunden, als bei den höheren Thierformen. Stein (Vergl. Anat. u. Physiol. der Insecten, S. 109) fand wenigstens nicht selten die unverkennbaren Zeichen einer vorausgegangenen Begattung bei Insectenweibchen, deren Keimdrüsen kaum die ersten Anlagen der späteren Eier enthielten. —

Was die Brunst der Thiere vor den übrigen Perioden und Zeitabschnitten des Lebens in eigenthümlicher Weise auszeichnet, ist eine Reihe von Handlungen, durch welche, je nach den Umständen in dieser oder jener Weise, der Contact der reifen Zeugungselemente vermittelt wird. Wir werden dieselben späterhin noch besonders berücksichtigen. Zu den inneren Vorgängen der Brunst, zu den Erscheinungen, welche die Reifung (und Lösung) der Eier und Samenelemente bedingen, verhalten sie sich etwa in ähnlicher Weise, wie die äußeren Symptome einer Krankheit zu der Affection des erkrankten Or-

Digitized by Google

ganes. Die Form, unter der dieſelben bei den einzelnen Thieren auftreten, reſultirt als eine nothwendige Folge aus der Natur und dem mechaniſchen Zuſammenhange des lebendigen Körpers.

Dieſe inneren Vorgänge der Brunſt beruhen nun, wie wir ſchon oben erwähnt haben, in gewiſſen materiellen Veränderungen der Zeugungsorgane. Zunächſt und vorzugsweiſe ſind es

die Keimdrüſen,

die hier unſere Aufmerkſamkeit in Anſpruch nehmen. Vorher klein und unbedeutend, wachſen ſie allmälig, je nach der Menge und Größe der auszubildenden Elemente, in einem verſchiedenen Maße. Die Hoden des Sperlings, die Anfangs Januar kaum mehr als $^1/_2$‴ meſſen und zuſammen etwa 0,002 Gr. wiegen, erreichen bis Ende April, wo die erſte Brunſt eintritt, eine Länge von 6‴ und ein Gewicht von etwa 0,7 Gr. In derſelben Zeit ſteigt die Größe des Eierſtockes von etwa 2‴ bis auf 9‴ und darüber, das Gewicht deſſelben bis auf wenigſtens 2,0 Gr. Und die Vögel ſind etwa keineswegs gerade ſolche Thiere, bei denen ſich dieſe Größenzunahme beſonders bemerklich macht. Bei den Fiſchen u. a., die eine Unzahl von Eiern auf einem Male entleeren, nimmt das Volumen der Keimdrüſen bisweilen in einem ſolchen Grade zu, daß ſie den Darmcanal und die übrigen Eingeweide aus der gewöhnlichen Lage verdrängen und den Leib gewaltig auftreiben. (Der Hinterleib der weiblichen Termite wächſt zur Brunſtzeit allmälig bis auf das Zweitauſendfache ſeines früheren Volumens.)

Das Wachsthum der Keimdrüſen iſt aber nur der äußere Ausdruck für die Veränderungen in der hiſtologiſchen Bildung. Die einzelnen Drüſenapparate mit ihrem Inhalt ſind es, deren Vergrößerung und Ausbildung ſich in demſelben kundgiebt.

Unterſucht man z. B. den Hoden des Sperlings im Winter, ſo laſſen ſich allerdings die einzelnen Samencanälchen mit ihrem Epithelium in denſelben erkennen, aber die Canälchen ſind klein und kümmerlich und enthalten ſtatt der Samenfäden einfache rundliche Zellen mit granulirtem Inhalt (von $^1/_{400}$ — $^1/_{300}$‴). Allmälig aber dehnen ſich dieſe Canälchen aus [1]); ſie werden zu fadenförmigen dicken Strängen, die, ſchon dem bloßen Auge ſichtbar, durch die äußere mit Blutgefäßen durchzogene Bekleidung des Hodens hindurchſchimmern. Die eingeſchloſſenen Zellen haben ſich inzwiſchen gleichfalls vergrößert und Tochterzellen im Inneren gebildet. Sie erweiſen ſich als die Keimzellen des Samens, die nun allmälig, nach dem uns bekannten Schema, die Samenfäden aus ſich hervorgehen laſſen. Iſt die Menge dieſer Elemente endlich ſo groß geworden, daß ſie in den Canälen des Hodens keinen Raum mehr finden, ſo treten ſie ohne Weiteres aus ihrer Bildungsſtätte durch die ſogenannten Vasa efferentia in die Samenleiter hinüber. Der Austritt des reifen Samens hat nur in denjenigen Fällen einige Schwierigkeit, in denen derſelbe ſich, wie bei den Polypen und Quallen, in geſchloſſenen Bälgen entwickelt. Hier muß die Samenkapſel zum Zwecke dieſes Austritts dehiſciren.

Aehnliche Vorgänge ſind es, die das Wachsthum der Eierſtöcke begleiten und bedingen. Die Eier, vorher klein, mit unentwickeltem Dotter, oftmals auch (z. B. bei den Inſecten u. a.) noch ohne Dotterhaut, wachſen und durchlaufen allmälig an ihrer Bildungsſtätte, die an Ausdehnung und Größe inzwiſchen in gleichem Verhältniß zunimmt, jene Metamorphoſen, die wir ſchon

[1]) Ueber die Weite der Samencanälchen während der verſchiedenen Zeiten und Zuſtände vgl. die Meſſungen von Gulliver, Ann. of nat. hist. Vol. XI. p. 518.

Digitized by Google

oben geschildert haben. Wenn die Eier ihre vollständige Ausbildung erreicht haben, so verlassen sie ihre Bildungsstätte. Wo die Eischläuche sich unmittelbar in die Ausführungsgänge fortsetzen, geschieht dieses nach demselben Mechanismus, wie in der Regel bei den Samenkörperchen, durch den Druck der später gebildeten Zeugungsproducte. In anderen Fällen findet hier gleichfalls eine Dehiscenz [1]) statt, wie bei den Samenkapseln der Polypen.

In der Regel ist das Bersten der Follikel, in denen sich die Eier entwickelt haben, von keinerlei bemerkenswerthen Umständen begleitet. Durch die Ausdehnung des Eies sind die Wandungen derselben allmälig so verdünnt, daß eine Ruptur sehr leicht geschehen kann. Wie es scheint, tritt diese übrigens beständig nur an einer gewissen Stelle, in dem vorderen am meisten hervorragenden, freien Segmente des Follikels ein, wo der Widerstand natürlich am schwächsten sein muß. Nach dem Austritt der Eier fallen dann die Wandungen zusammen, sie verwachsen und der frühere Follikel geht spurlos zu Grunde. So ist es namentlich (mit Ausnahme der Säugethiere) bei allen denjenigen Geschöpfen, deren Eier eine nur unbedeutende Größe haben. Auch bei den Plagiostomen, den beschuppten Reptilien und Vögeln zeigt die Lösung der Eier keinerlei abweichende Verhältnisse. Allerdings ist das Eierstockei dieser Thiere von ansehnlichem Volumen, die Kapsel, die dasselbe einschließt, von beträchtlicher Dicke, aber das freie Ende derselben besitzt ja, wie wir schon früher bemerkt haben, in der sogenannten Narbe eine dünnere gefäßlose Stelle. Und diese Stelle eben ist es, die bei dem Austritt des Eies einreißt, sei es nun, weil sie dem immerfort wachsenden Ei keinen gehörigen Widerstand mehr leisten kann, sei es, weil das Ei zugleich durch eine besondere Entwickelung der Kapselsubstanz an dem entgegengesetzten Ende allmälig immer stärker gegen die Narbe gedrängt wird (Wagner). Ist das Ei durch den Riß hervorgetreten — und dieses geschieht wohl vorzugsweise durch die hinter der eingerissenen Stelle erfolgte Zusammenziehung der umschließenden Häute, die begreiflicher Weise im höchsten Grade ausgedehnt sind und einen ziemlichen Grad von Elasticität besitzen —, so collabirt der Follikel. Er verwandelt sich in einen trichterförmigen Anhang, dessen Wände sich auf der Innenfläche mit einer dünnen aus Zellen bestehenden Granulationsschicht bedecken und mehr oder minder vollständig verkleben. Aber nur kurze Zeit persistirt dieses Gebilde. Es verschrumpft und tritt schon etwa nach einer Woche in das Stroma des Eierstocks zurück, wo es bald darauf vollständig verschwindet (vergl. Baer, Entwickelungsgesch. II. S. 10).

Bei den Säugethieren gestalten sich diese Verhältnisse allerdings in einiger Beziehung anders, aber im Wesentlichen ist der Proceß der Lösung doch auch hier derselbe. Die Graaf'schen Follikel, die in der letzten Zeit sehr stark gewachsen sind (bei der Kuh bis zum Durchmesser eines Zolles, bei dem Menschen bis zu dem von 8—10‴), können endlich dem Andrang der eingeschlossenen Flüssigkeit nicht mehr widerstehen. Sie bersten an ihrem hervorragendsten Punkte, die Wandungen ziehen sich zusammen und treiben das Ei mit einem großen Theil der Körnerschicht und der eingeschlossenen Flüssig-

[1]) Daß es Eikapseln gebe, die von Anfang an eine Oeffnung besitzen, scheint mir sehr zweifelhaft. Delle Chiaje und Owen behaupten es allerdings für einige Cephalopoden, indessen möchte dasselbe doch wohl noch der ferneren Bestätigung bedürfen. (Auch die Graaf'schen Follikel des Menschen sollen ja nach Calamai mit einer solchen Oeffnung versehen sein.)

Digitized by Google

keit nach außen hervor. Bei der Elasticität der umgebenden Wandungen wird dieses immer mit einiger Gewalt geschehen müssen, selbst wenn das Einreißen des Follikels etwa wie das Aufbrechen eines Abscesses, mit dem man es nicht unpassend verglichen hat, erst allmälig vor sich gehen sollte. Das Eichen wird von der hervorströmenden Flüssigkeit mechanisch fortgerissen werden und zwar um so leichter, als der Zusammenhang zwischen ihm und der Körnerschicht des Follikels sich inzwischen durch eine eigenthümliche Entwickelung des sogenannten Discus proligerus bedeutend gelockert hat. Die Zellen, die denselben (siehe oben S. 786) zusammensetzen und Anfangs die gewöhnliche runde Form besitzen, haben nämlich allmälig, wie uns Bischoff zuerst gezeigt hat, eine spindelförmige Gestalt angenommen, die dem reifen, zum Austritt bestimmten Säugethierei ein eigenthümliches strahlenförmiges Aussehen geben. Bei der Lösung des Eies bleiben diese Zellen auf der Eihaut befestigt. Sie gehen erst nach dem Uebertritt in den Eileiter allmälig verloren. Daß diese Bildung aber in der That die Lösung des Eies aus seinem ursprünglichen Zusammenhang mit der Körnerschicht des Graaf'schen Follikels beträchtlich erleichtert, davon kann man sich durch eine Behandlung unter dem Mikroskope leicht überzeugen. Während dem Discus proligerus des unreifen Eies fast beständig noch ein größerer oder kleinerer Theil der Körnerschicht anhängt, gelingt es äußerst leicht, das reife Ei mit strahlenförmigem Discus zu isoliren.

Ist unsere Ansicht von dem Mechanismus des Eiaustrittes bei den Säugethieren richtig, so erscheint der Graaf'sche Follikel als ein projectiler Apparat, dessen Bildung unter den gegebenen Umständen auch wirklich sehr nothwendig sein möchte. Bei der Kleinheit des Eies und dem bekannten anatomischen Verhältniß des Eileiters zu dem Eierstocke würde der Uebertritt in die Leitungsapparate sonst wohl mit mancherlei erheblichen Schwierigkeiten verbunden gewesen sein. Schon von anderer Seite hat man auf diese Bedeutung der Graaf'schen Follikel hingewiesen. Coste meint freilich (l. c. p. 170), daß die Flüssigkeit des Graaf'schen Follikels nur die Aufgabe habe, die Wandungen desselben durch einen allmälig wachsenden Druck zum Bersten zu bringen, was das Ei wegen seiner Kleinheit nicht vermöge; allein es giebt bekanntlich Thiere mit eben so kleinen und noch kleineren Eiern (unter den Medusen und Polypen), bei denen die Follikel des Ovariums ohne Flüssigkeit sind, das Ei für sich allein also zur Lösung ausreicht.

Der eigenthümliche Bau der Graaf'schen Follikel mag es auf der anderen Seite nun aber ferner bedingen, daß die Vernarbung und der Schwund derselben durch mancherlei eigenthümliche Vorgänge ausgezeichnet ist. Während sonst bei den geplatzten Follikeln, wenn ich so sagen soll, eine einfache Heilung per primam intentionem vor sich geht, bedarf es bei den Graaf'schen Follikeln zu diesem Zwecke eines üppigen Granulationsprocesses, durch den sich dieselben allmälig in besondere Gebilde, die sogenannten gelben Körper (Corpora lutea) umwandeln [1]).

Schon vor dem Austritt des Eichens wird diese Umwandlung allmälig vorbereitet. Unter dem Einfluß des vermehrten Blutandranges schwillt die gefäßreiche Wandung des Graaf'schen Follikels an, wie bei einer Entzündung. Sie bedeckt sich auf ihrer Innenfläche, namentlich im Grunde des Follikels,

---

[1]) Bevor man die wahre Natur der gelben Körper erkannt hatte, hielt man dieselben ziemlich allgemein für Drüsen, die den Bildungs- und Ernährungsstoff für den Embryo absondern sollten.

Digitized by Google

mit zelligen Granulationen, die an Menge und Ausdehnung allmälig zunehmen und in unregelmäßigen, mitunter selbst zottenförmigen Erhabenheiten vorspringen. So beobachtete es R. Wagner (Physiologie S. 95) und Bischoff (Beweis u. s. w. S. 29) bei dem Hunde, Zwicky (de corporum luteorum origine et transformatione p. 24) bei der Kuh. Hier und da erfolgt auch, namentlich bei dem Schweine, vielleicht selbst bei dem Menschen, schon jetzt, vor Austritt des Eies, ein Bluterguß in den Innenraum des Graaf'schen Follikels [1]). In der Regel scheint dieser Erguß aber erst später einzutreten, wenn der Follikel bereits geplatzt ist und die gefäßreichen Wandungen, die vorher durch den Druck der eingeschlossenen Flüssigkeit gespannt waren, jetzt nach dem Austritt dieser Flüssigkeit sich runzeln und in mancherlei Falten nach innen vorspringen. Aber auch dann ist dieser Bluterguß nicht etwa regelmäßig, noch viel weniger aber nothwendig für die späteren Schicksale des Graaf'schen Follikels [2]). Es giebt eine Menge von Säugethieren, in denen er überhaupt niemals, oder doch nur selten eintritt.

Die Umwandlung des geplatzten Follikels in einen gelben Körper geschieht durch die schon oben erwähnten Granulationen, die nach dem Austritt des Eichens rasch an Größe zunehmen, bis sie den ganzen Innenraum mehr oder weniger vollständig ausfüllen. Sie bilden eine fleischartige, schwammige Masse, die ihrer wesentlichen Zusammensetzung nach aus Zellen besteht und von zahlreichen Gefäßen durchzogen wird. Daß diese Granulationen von der Innenfläche des Graaf'schen Follikels ausgehen, darüber kann wohl kaum ein Zweifel obwalten. Schon Haller (Element. physiol. T. VIII. p. 32) hat dieses ganz richtig erkannt und die meisten späteren Beobachter stimmen hierin mit demselben überein [3]). Weit schwieriger ist die Frage zu entscheiden, in welchem Verhältniß dieselben zu der Körnerschicht des Graaf'schen Follikels stehen. Von deutschen Anatomen (Baer, Wagner, Bischoff u. A.) ist namentlich die Behauptung aufgestellt worden, daß sie durch eine Wucherung aus den Zellen derselben hervorgingen, daß der ganze gelbe Körper gewissermaßen nichts Anderes, als die stärker entwickelte Körnerschicht sei. In der That liegt diese Ansicht sehr nahe, wenn man berücksichtigt, daß die Elemente dieser beiden Bildungen Anfangs dieselbe zellige Beschaffenheit haben, daß es ferner unmöglich ist, in dem geplatzten Graaf'schen Follikel noch eine besondere Körnerschicht nachzuweisen. Auf der anderen Seite dürfen wir aber nicht außer Acht lassen, daß die Körnerschicht nur einen sehr laxen Zusammenhang mit den Wandungen des Graaf'schen Follikels hat, also auch bei dem Austritt der früheren Flüssigkeit leicht fortgespült werden kann. Wir müssen ferner bedenken, daß die Körnerschicht ein gefäßloses Epithelium ist, nach unseren jetzigen Kenntnissen von der Natur der Epithelialhäute also niemals, auch nicht in ihren Metamorphosen, zu einem gefäßreichen Gebilde werden kann. Deshalb möchten wir uns auch für die Ansicht entscheiden, daß die frühere Körnerschicht für die Bildung des gelben Körpers ohne Be-

[1]) Pouchet (théor. pos. de l'ovulat. etc. p. 138) legt diesem Bluterguß eine große Bedeutung bei. Nach ihm soll er zunächst das Eichen, das bis dahin im Grunde des Follikels lag (!), emporheben, sodann auch, während inzwischen die frühere eiweißartige Flüssigkeit resorbirt ist, die Ruptur des Follikels bewirken.

[2]) Paterson (Lond. med. chir. Transact. 1839. XXII. p 329) nimmt mit Unrecht an, daß dieses Blutextravasat durch seine spätere Organisation den gelben Körper bilde.

[3]) Lee, Wharton Jones u. A. behaupten freilich, daß sich dieselben ursprünglich außerhalb des Graaf'schen Follikels bilden, aber diese Ansicht dürfen wir wohl als hinreichend widerlegt ansehen.

Digitized by

deutung sei. Wie die Granulationen eines Abscesses, so sind auch die des gelben Körpers integrirende Bestandtheile seiner äußeren Wandungen.

Die Ausbildung, die der gelbe Körper in den einzelnen Thieren erreicht, ist sehr verschieden. Bei dem Menschen z. B. füllt er niemals den Innenraum des Graaf'schen Follikels vollständig aus. Im Centrum desselben bleibt beständig eine ziemlich große Höhlung, die in der Regel, den Faltungen der umgebenden Wandungen entsprechend, mehr oder minder zahlreiche und regelmäßige Ausbuchtungen hat. Der Blutpfropf, der sie, wenigstens in der ersten Zeit, ziemlich constant ausfüllt, späterhin sich aber entfärbt und allmälig resorbirt wird, hat deshalb denn auch gewöhnlich, wie man auf Durchschnitten leicht sieht, eine sternförmige Gestalt. In den gelben Körpern der Kuh ist dieser Innenraum wegen der Dicke der Granulationen viel kleiner und mit einem leicht gerötheten Serum gefüllt (so auch bei dem Menschen in denjenigen Fällen, in denen kein Blutextravasat eintritt). Bei anderen (namentlich kleineren) Thieren nehmen die Granulationen nicht bloß den ganzen Sack ein, sondern treten auch aus der äußeren Oeffnung desselben, die sich in den ersteren Fällen ziemlich schnell zu schließen scheint, in Form von Knöpfchen oder blumenkohlartigen Excrescenzen nach außen hervor.

Eigenthümlich ist der Einfluß, den die Schwangerschaft auf die Ausbildung des gelben Körpers ausübt. So oft eine solche nach dem Austritt des Eichens erfolgt, erreichen die Granulationen eine viel beträchtlichere Dicke und Ausdehnung. Namentlich geschieht dieses bei dem menschlichen Weibe, bei dem man deshalb auch schon seit längerer Zeit (seit Paterson, Lee, Montgomery, Renaud u. A.) zweierlei Arten von gelben Körpern unterschieden hat, falsche gelbe Körper, deren Granulationsschicht etwa $1\frac{1}{2}'''$ mißt, und wahre, bei denen dieselbe allmälig bis zu $3'''$ heranwächst. Man ist hier und da sogar so weit gegangen, nur die letzteren von dem Austritte eines Eichens aus dem Graaf'schen Follikel abzuleiten. Wie Unrecht man hierin aber hatte, ist namentlich von Dalton (on the corpus luteum of menstruation and pregnancy, Philadelphia 1851) neuerlich mit größter Entschiedenheit dargethan. Im Anfang sind die gelben Körper in allen Fällen ganz gleich gebildet. Nur die späteren Schicksale sind verschieden, je nachdem eine Schwangerschaft nachfolgt, oder nicht. Im letzteren Falle bleiben sie auf einer früheren Bildungsstufe stehen [1]), während sie sich sonst noch eine Zeitlang weiter entwickeln. Bei den übrigen Säugethieren sind diese Verschiedenheiten in der Entwickelung der gelben Körper allerdings minder auffallend, daß sie hier aber doch nicht völlig fehlen, ist durch Dalton z. B. für die Kühe, durch Hausmann für die Schweine, durch Bischoff für die Kaninchen nachgewiesen.

Es möchte sich wohl kaum in Abrede stellen lassen, daß diese Verschiedenheiten auf die Unterschiede in der Blutvertheilung während und außer der Schwangerschaft zurückzuführen seien. Die stärkere Entwickelung während der Schwangerschaft, so behauptet man gewöhnlich, rührt eben daher, daß die Ovarien an dem Blutreichthum des schwangeren Uterus theilnehmen, die gelben Körper sich also unter günstigeren Bedingungen entwickeln können, als sonst. Bischoff macht indessen darauf aufmerksam (vergl. Schmidt's Jahrbücher 1851. Nr. 3. S. 368), daß der Uterus während der Schwangerschaft fast alles Blut, das den Genitalien zuströmt, für sich verwende und die Ovarien zu dieser Zeit nichts weniger als turgescirend seien, während sie

[1]) Auch bei eintretendem Abortus, wie Harvey (Monthly Journ. 1851) beobachtete.

Digitized by Google

sonst in regelmäßigen Intervallen, zur Zeit der Menstruation, außerordentlich blutreich erschienen. Er glaubt daher, daß die Entwickelung des gelben Körpers zur Zeit der Schwangerschaft viel ungestörter vor sich gehe, ihre volle Ausbildung erreichen könne, während im anderen Falle durch die bald wieder eintretende Turgescenz eine schnellere Resorption bedingt sei.

Wenn nun der gelbe Körper nach seiner Bildung noch eine Zeitlang fortgewachsen ist (er erreicht bei dem Menschen mitunter einen Durchmesser von 1″ und ein Volumen, das den ganzen übrigen Eierstock bedeutend übertrifft), so kommt die Periode seiner Rückbildung. Er verkleinert sich und schrumpft allmälig zusammen, bis er von der Oberfläche des Ovariums verschwindet. Diese Periode der Rückbildung ist es vorzugsweise, in der der gelbe Körper mit Recht (namentlich bei der Kuh, dem Menschen u. a.) seinen Namen trägt. Während er früher ein mehr fleischfarbenes, bei eingetretenem Blutextravasat auch ein rothes, ja selbst bläuliches oder schwarzes (Schwein) Aussehen hatte, nimmt er jetzt allmälig eine gelbe Farbe an, die späterhin einer weißlichen oder weißlichgrauen Platz macht. Die histologischen Veränderungen, die diese Verschiedenheiten des äußeren Ansehens begleiten, reduciren sich (vgl. Zwicky l. c.) darauf, daß ein Theil des zelligen Parenchyms in dem Corpus luteum sich allmälig in geschwänzte Körperchen und Zellgewebsfasern verwandelt, während ein anderer sich mit einem fettigen Inhalte füllt und sodann sich auflöst. Das freie Fett, das so gebildet wird, ist es vorzugsweise, von der in dem späteren Perioden die gelbe Färbung herrührt. Am Ende, wenn dieses resorbirt ist, bleiben bloße Bindegewebsfasern über, die eine Art Narbensubstanz bilden und dadurch den gelben Körper seiner völligen Verödung entgegen führen.

Die Chronologie der gelben Körper ist trotz der vielfachen Untersuchung, die wir über dieselben besitzen, noch heute nicht völlig aufgeklärt, nicht einmal bei dem Menschen, obgleich gerade bei diesem eine Menge von wichtigen Fragen daran anknüpfen. Nach den Beobachtungen von Dalton erreicht ein gewöhnlicher gelber Körper (ein sogenannter falscher, der außer der Zeit der Schwangerschaft entsteht) meist in der dritten Woche nach seiner Bildung den höchsten Grad der Entwickelung [1]). Er hat dann etwa einen Durchmesser von 6—8‴ und ragt halbkugelförmig nach außen hervor. Von da an beginnt die Rückbildung. Der gelbe Körper collabirt, nimmt gewöhnlich eine linsenförmige Gestalt an und verkleinert sich so schnell, daß er in einem Alter von vier Wochen kaum noch äußerlich sichtbar ist. Sein größter Durchmesser beträgt dann noch etwa 4—5‴. Die weitere Rückbildung geht in der Regel nur langsam vor sich, so daß man bisweilen noch nach acht Monaten und später die Ueberbleibsel des gelben Körpers als kleine, 1—½‴ große Flecke entdecken kann.

Tritt nun aber eine Schwangerschaft nach der Bildung des gelben Körpers ein, so dauert das Wachsthum desselben weit länger, bis über die Mitte der Schwangerschaft hinaus. Erst etwa vom sechsten Monate an beginnt dann eine allmälige Resorption. Zur Zeit der Geburt ist die Größe des gelben Körpers (3—5‴) und die Dicke seiner Wandungen (2½‴) noch immer sehr ansehnlich, so daß sich derselbe gewöhnlich ziemlich leicht bemerkbar macht. Später geht die Rückbildung allerdings mit größerer Schnellig-

[1]) Bei dem Schafe scheint dieses (nach Haller und Kuhlemann) bereits gegen den achten Tag zu geschehen, bei dem Kaninchen (nach Haighton) am fünften, bei dem Hunde (nach Prevost und Dumas) am fünfzehnten.

Digitized by Google

keit vor sich, aber noch nach einigen Monaten läßt sich die eigenthümliche Structur des gelben Körpers in der Regel deutlich unterscheiden. Die letzten Ueberbleibsel derselben scheinen erst nach einer ganzen Reihe von Jahren zu verschwinden. Noch bei 60jährigen Frauen, die vor länger als 10 Jahren zuletzt geboren hatten, trifft man mitunter die Reste solcher Körper.

Die materiellen Veränderungen, die zur Zeit der Brunst an den Zeugungsorganen eintreten, beschränken sich übrigens nicht ausschließlich auf die Keimdrüsen. Sie erstrecken sich auch auf die übrigen Theile des Generationsapparates, namentlich

die Leitungsorgane,

welche die reifen Zeugungsproducte nach der Lösung von den Keimdrüsen aufnehmen und nach außen absetzen, nicht selten auch sonst noch in dieser oder jener Weise, wie wir später sehen werden, auf die Schicksale derselben einwirken. Vor der Brunst sind diese Gebilde von geringer Entwickelung, nicht selten sogar so zart und dünn, daß sie nur mit Mühe sich auffinden lassen. Wenn aber die Zeugungsproducte allmälig zu reifen beginnen, dann theilen sie das Schicksal der Keimdrüsen. Sie schwellen unter dem Einflusse des vermehrten Blutandranges und verwandeln sich, namentlich bei den weiblichen Individuen, in Canäle von ansehnlicher Weite. Bei den Vögeln u. a. kann man sich leicht überzeugen, daß die Veränderungen, die sich in dieser Vergrößerung kundthun, eben so wohl die äußeren muskulösen Wandungen, als auch die innere Auskleidung der Leitungsorgane betreffen. Durch die Bildung neuer Elemente verdicken sich alle die einzelnen Gewebsschichten, die in den Leitungsapparaten vorkommen. Am auffallendsten finde ich (bei Eidechsen, Sperlingen) diese Veränderungen in den weiblichen Eileitern, die vor der Brunst ein einfaches Pflasterepithelium besitzen, späterhin aber dasselbe verlieren, um es durch ein neues Epithelium mit cylindrischen Flimmerzellen und zahlreichen Drüschen für die Absonderung des Eiweißes und der Kalkschale zu ersetzen. Sogar bis auf die Cloake erstrecken sich diese Veränderungen, wie schon Spangenberg (disquisit. circa partes genitales foemineas avium) nachgewiesen hat. Die Wände und Lippen derselben röthen sich, wie die innere Haut des Eileiters, sie schwellen an und bedecken sich mit einem schlüpfrigen Schleime.

Ganz ähnliche Veränderungen sind es, die sich zur Zeit der Brunst bei den weiblichen Säugethieren einstellen (vgl. Pouchet, l. c. p. 257). Der gesammte Genitalapparat derselben geräth in Folge des vermehrten Blutzuflusses allmälig in einen Zustand der Turgescenz, der sich durch Röthe und Anschwellung der einzelnen Theile — meist auch der äußeren Genitalien [1]) — auf den ersten Blick schon kund giebt. Der hauptsächlichste Sitz dieser Veränderungen ist der Uterus. Das frühere Epithelium desselben wird abgestoßen und in eine schleimige Masse verwandelt, in der man noch längere

[1]) Bei einigen (allen?) Säugethieren mit gesonderter Harnröhrenmündung (Clitoris perforata) ist der Eingang in die weiblichen Theile sonderbarer Weise außer der Brunstzeit durch Verklebung der Schaamlippen fest geschlossen. So sehe ich es nicht bloß bei dem Meerschweinchen (Legallois, expér. sur le principe de la vie p. 354), sondern auch bei den Mäusen und Ratten, bei Meriones und bei Talpa. Auch bei dem menschlichen Weibe findet sich im jungfräulichen Zustande bekanntlich am hintern Ende des Sinus urogenitalis (Vestibulum vaginae) eine sichelförmige oder ringförmige Hautklappe, das sogenannte Hyme, das den Eingang in die Scheide verschließt und bei der ersten Begattung in der Regel zerrissen wird.

Digitized by Google

Zeit hindurch die unverkennbaren Spuren ihrer Abstammung (mehr oder weniger veränderte Epithelialzellen) antrifft. Dazu kommt, daß die Dicke der ganzen Schleimhaut nicht unbeträchtlich zunimmt und zwar vorzugsweise, wie man durch Vergleichung der verschiedenen Zustände bei den Hündinnen ziemlich leicht sich überzeugen kann, durch Vergrößerung der eingebetteten Schlauchdrüsen. Auch bei dem brünstigen Wiesel fand ich (bei einem Individuum, dessen Eier bereits ausgetreten waren, obgleich, wie aus dem Mangel der Samenfäden hervorging, noch keine Begattung stattgefunden hatte) die Uterindrüsen von sehr ansehnlicher Größe [1]).

Der schleimige Ueberzug, der die Innenfläche des Uterus zur Zeit der Brunst bedeckt und, wie wir erwähnt haben, zum großen Theil — wenn auch vielleicht nicht ausschließlich — durch die Auflösung des abgestoßenen Epitheliums gebildet wird, hat in vielen Fällen, bei dem Kaninchen, der Katze, dem Hunde, Schweine u. a., eine röthliche Färbung. Die mikroskopische Untersuchung läßt den Grund dieser Erscheinung leicht erkennen. Man findet (Pouchet, l. c. p. 264) zahlreiche Blutkörperchen, die dem Schleime beigemischt sind und mit ihm zugleich durch die Scheide nach außen entleert werden. Bei der Injection der inneren Uterinfläche, bei der Natur der Vorgänge, die während der Brunst hier stattfinden, hat die physikalische Erklärung dieser Erscheinung keinerlei Schwierigkeiten. Unter ähnlichen Umständen sehen wir ja auch nicht selten in anderen thierischen Organen eine Ruptur von Gefäßen und einen Bluterguß.

Die Menge des entleerten Blutes scheint bei den genannten Thieren unregelmäßig in mannigfacher Weise zu wechseln. Bei dem Kaninchen und der Katze ist sie wohl meistens nur höchst unbedeutend, bei dem Schwein dagegen und dem Hunde mitunter so beträchtlich, daß der abgehende Schleim mit deutlichen Blutstreifen untermischt wird. Aehnliches will man auch bei den Pferden, Hirschen und selbst bei den Wallfischen bemerkt haben (Haller, Element. physiol. Tom. VII. P. 2. p. 137).

Was aber hier nur dann und wann, nun beiläufig, wenn ich so sagen darf, im Gefolge der materiellen Veränderungen des Uterus während der Brunst eintritt, ist in anderen Säugethieren eine constante und augenfällige Erscheinung. Man kennt eine Anzahl von Arten, und zu diesen gehören namentlich die Kühe (vgl. besonders Numann, Froriep's Notiz. 1838. Sept. Nr. 150) und die Affen (nach G. St. Hilaire alle Affen der alten Welt), die regelmäßig bei jeder Brunst eine größere Menge von Blut auf der Innenfläche ihres Uterus (bei den Kühen ausschließlich aus den sogenannten Carunkeln, die bei einer Schwangerschaft zur Anheftung der Fruchtkuchen dienen) ausscheiden und nach außen entleeren. Das abgegangene Blut besitzt, nach Numann, bei den Kühen eine sehr helle und rothe Farbe und ist entweder mit Schleim vermischt und geronnen, oder rein, ungemischt und flüssig. Der Blutabgang dauert meist (auch bei den Affen) einige Tage, 2 oder 3, vermindert sich aber allmälig und macht am Ende einem dünneren, helldurchsichtigen Schleime Platz, der auch Anfangs vor dem Blute in reichlicherer Menge abgesondert wurde.

Die Erscheinungen, die uns in diesen Fällen bei der Brunst entgegen-

[1]) Auffallender Weise war der ganze Uterus dieses Thieres mit einer dicklichen Flüssigkeit von weißer Farbe gefüllt, die leicht für Sperma hätte gehalten werden können, indessen, wie die mikroskopische Betrachtung nachwies, nur aus großen zellenartigen Fetttropfen bestand, die auf der Oberfläche des Uterus, wahrscheinlich von den hier ausmündenden Schlauchdrüsen, abgesondert wurden.

Digitized by Google

treten, stimmen in einer so augenfälligen Weise mit der Menstruation des menschlichen Weibes (vgl. über diese den Art. Schwangerschaft von Litzmann, Handwörterb. Th. III. Abth. 2. S. 33 ff.) überein, daß es kaum möglich scheint, die Analogie zwischen beiden Vorgängen zu verkennen. In der That ist auch die Menstruation in ihrer periodischen Wiederkehr [1]) von Alters her schon oftmals mit der Brunst der Thiere verglichen worden. So lange man indessen das Wesentliche der Menstruation in dem Blutabgange sah, so lange man die übrigen Veränderungen der Geschlechtsorgane, die denselben begleiten, nicht gehörig kannte, durfte eine solche Ansicht auf keine allgemeine Anerkennung hoffen. Eine Menge von Physiologen und Anatomen sind von jeher (ich erinnere unter den neueren nur an Burdach, Joh. Müller u. A.) derselben auf das Entschiedenste entgegengetreten. Die bekannte, von allen Seiten bestätigte Erfahrung (vgl. Litzmann a. a. O. S. 47), daß die Conception am leichtesten unmittelbar nach der Menstruation stattfinde, wurde dahin gedeutet, daß dieselbe »durch active Verminderung der angehäuften Blutmasse die Receptivität der Zeugungsorgane erhöhe, indem diese, nachdem sie das Uebergewicht der Masse überwunden, lebendiger und empfänglicher für ihre specifische Einwirkung würden« (Burdach).

Bezeichnet die Menstruation des Weibes wirklich die periodische Wiederkehr desjenigen Zustandes, den wir als Brunst bei den Thieren kennen gelernt haben, so ist es vor Allem unumgänglich nothwendig, daß sie mit der Reifung und Lösung eines Eichens verbunden sei. Und wirklich können wir dieses nach den Erfahrungen der neueren und neuesten Zeit (in der wir überhaupt erst auf die Veränderungen der inneren Genitalien während der Menstruation aufmerksam geworden sind) nicht länger bezweifeln. Seitdem durch die Arbeiten von Pouchet, Raciborsky und Bischoff die Angaben über die Consistenz der Menstruation und gelben Körper, die zuerst von Négrier und fast gleichzeitig von William Jones, Lee, Paterson, Montgomery u. A. gemacht waren, ihre Bestätigung, die ganze Lehre von der Menstruation zugleich ihre gehörige Würdigung gefunden hat, dürfen wir es als eine ausgemachte Thatsache ansehen, daß die Zeit der Menstruation zugleich diejenige ist, in welcher die Graaf'schen Follikel zum Reifen und Bersten kommen. So oft seither der Leichnam eines Weibes, ob Frau oder Jungfrau, während der Menstruation oder kurz nach derselben zur Untersuchung kam (und solche Fälle sind später noch von Ecker, Janzer, Ritchie, Argenti, Serres, Hyrtl, Locatelli, Latheby, Coste, H. Meckel, Hannover, Gerlach, Dalton u. A. beobachtet), fand man beständig einen vollständig gereiften oder schon geplatzten Follikel. Es würde zu weit führen, die einzelnen Beobachtungen hier im Speciellen wiederzugeben, zumal dieselben bereits von Litzmann zum Theil (a. a. O. S. 45) ausführlich angezogen sind. Ich will nur noch erwähnen, daß ich selbst bei dreien verschiedenen Gelegenheiten bis-

[1]) In der Regel kehrt diese Menstruation bekanntlich, wie die Brunst der Affen, vieler Hausthiere u. a., in einem vierwöchentlichen Typus wieder. In den nördlichen Gegenden sollen ihre Perioden indessen weiter aus einander liegen. Die Lappländerinnen und Grönländerinnen sollen (Velpeau, traité compl. de l'art des accouchem. T. I. p. 126) nur alle drei Monate, hier und da sogar (Gardien, Traité d'accouchem. T. I. p. 233) nur zwei oder drei Mal jährlich menstruirt sein. Sollte sich dieses bestätigen, so würde darin eine neue Analogie mit der Brunst, von deren periodischer Wiederkehr wir oben etwas Aehnliches kennen gelernt haben, gegeben sein.

Digitized by Google

her von der Bildung eines gelben Körpers zur Zeit der Menstruation mich überzeugen konnte. Von den hier angeführten Beobachtungen sind übrigens einige deshalb besonders interessant, weil sie unter Umständen angestellt wurden, wo, wenn auch nicht gerade die Begattung, doch wenigstens das Vordringen des Samens bis zu den Eierstöcken behindert war. So der Fall von Locatelli (Froriep's Not. 1848. Nov. S. 930), in dem durch Verwachsung des Hymens ein Verschluß der Vagina stattfand, und der eine Fall von Meckel (Jenaische Annalen 1849. S. 194), in dem trotz der Obliteration der Fimbrien ein völlig gereifter Follikel vorhanden war. Es sind dies Beobachtungen, die sich vollkommen an die Resultate anschließen, die schon von Haighton (Reil's Arch. III. S. 46) und später von Bischoff (Beweis u. s. w. S. 10—17) durch Unterbindung der Eileiter oder Uterushörner bei Hunden u. a. Säugethieren gewonnen sind, die den Nachweis liefern, daß die Reifung und Lösung der Eier auch bei den Menschen unabhängig von der Einwirkung des Samens vor sich gehe.

Der Austritt des Eichens aus den gereiften Follikeln scheint übrigens in der Regel erst gegen das Ende der Menstruation stattzufinden (Raciborsky, Bischoff). Es geht das schon daraus hervor, daß in einem Theile der angeführten Fälle statt eines gelben Körpers, wie wir erwähnt haben, nur erst ein stark entwickelter, reifer Follikel angetroffen wurde. Nach den Beobachtungen von Bischoff ist dieses auch bei der Brunst der Säugethiere der gewöhnliche Fall. Bei Schweinen, Hündinnen u. a. sind in der ersten Zeit der Brunst die Graaf'schen Follikel, wenn auch beträchtlich geschwollen, doch meistens noch geschlossen. Indessen hat es den Anschein, als wenn die Zeit des Austrittes für die reifen Eier nicht ganz genau fixirt sei, sondern durch zufällige Umstände der mannigfachsten Art bald beschleunigt, bald auch etwas retardirt werde. So fand z. B. Coste, dem aus der Pariser Morgue ein reiches Material für solche Untersuchungen zu Gebote stand (l. c. p. 221), in einem Falle schon am ersten Tage der Menstruation ein frisches Corpus luteum. In einem anderen Falle war der Follikel dagegen noch am fünften Tage nach Aufhören des Blutabganges geschlossen, aber in einem solchen Grade ausgedehnt, daß ein leichter Druck hinreichte, ihn zu zersprengen. Freilich erfahren wir nicht, ob in diesem Falle — was doch gewiß von großer Bedeutung ist — die Menstruation ihren normalen Verlauf hatte.

Es wird die Aufgabe einer späteren Zeit sein, die Grenzen dieses Spielraumes näher zu bestimmen, namentlich auch zu entscheiden, ob eine Verspätung in der Zeit der Reife, wie man wohl behauptet hat, bis zu einer Verödung und Rückbildung des Follikels ohne Austritt des Eichens hinführen könnte. Ein Fall, der für die Möglichkeit einer solchen Erscheinung sprechen dürfte, ist von Meckel (a. a. O. S. 199), ein zweiter wiederum von Coste (l. c.) beschrieben [1]). Der letztere betrifft ein junges Mädchen, das sich funfzehn Tage nach ihrer Menstruation den Tod gab, statt eines frischen gelben Körpers in den Ovarien aber nur einen stark entwickelten Graaf'schen

[1]) Ein dritter Fall von Wagner (Physiol. S. 51), in dem bei einer 47jährigen Frau, die 20 Tage nach ihrer Menstruation starb, »zwar ein Follikel oder eine Stelle des Eierstocks mit Blut unterlaufen, aber ohne Riß und Narbe und ohne die charakteristischen Kennzeichen des Corpus luteum« gefunden wurde, scheint mir nicht so sicher, da, wie wir jetzt wissen, ein frisches Corpus luteum in der That einem mit Blut unterlaufenen und gefüllten Follikel bisweilen sehr ähnlich sieht.

Digitized by Google

Follikel mit mehreren älteren gelben Körpern erkennen ließ. Ebenso war es in dem Meckel'schen Falle bei einer 36jährigen syphilitischen Person, die drei Wochen vor ihrem Tode menstruirt war, auch am letzten Tage ihres Lebens noch einmal eine geringe anomale Menstrual- (?) Blutung gehabt hatte, trotzdem aber außer acht ganz alten gelben Körpern in ihren Ovarien nur einen unverletzten Graaf'schen Follikel von $3^1/_2$''' mit schön gerötheter Membran enthielt. So auffallend nun übrigens diese Angaben auch sind, so möchten wir doch einstweilen, so lange sie der großen Zahl der übrigen Beobachtungen noch allein gegenüberstehen, kein besonderes Gewicht auf sie zu legen haben. Uebrigens bin ich weit davon entfernt, eine solche Rückbildung überhaupt als einen unmöglichen Vorgang zu bezeichnen; nur das muß ich bestreiten, daß er ein normaler und gewöhnlicher Vorgang sei.

Die Bildung der gelben Körper ist nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen an sich schon ein hinlänglicher Beweis von dem Austritt der Eichen. Trotzdem aber muß es immer noch als eine wünschenswerthe Bereicherung unserer Erfahrungen betrachtet werden, daß es in der That in einigen seltenen Fällen gelungen ist, das ausgetretene Eichen auf seinem Wege nach außen in den Eileitern aufzufinden. Der eine dieser Fälle ist von Hyrtl (Lehrbuch der Anat. des Menschen. S. 509) bei einem jungen Mädchen beobachtet, das während ihrer ersten Menstruation eines zufälligen Todes starb. Das Eichen, das im Eileiter (an welcher Stelle?) aufgefunden wurde, maß etwa $^1/_8$''' (0,13''') und bestand aus einer äußerst durchsichtigen Zona mit einer kleinen Dotterkugel von $^1/_{40}$''', die durch eine helle Flüssigkeit von ihrer Zona getrennt war. Zwei andere solche Fälle werden (Philosoph. Mag. 1851. Vol. II. Nr. 11 oder Froriep's Tagesber. 1852. Nr. 603) von Latheby berichtet. Das eine Mal soll das Eichen einen Zoll weit von dem Trichter entfernt gewesen sein, indessen ist die Beschreibung desselben so ungenügend, daß man über die wirkliche Natur des fraglichen Körpers in Zweifel bleiben muß (der Beobachter sagt: an ovule, for it consisted of nucleated cells and oil-globules). Das andere Mal wird das Eichen mit Zona und Keimbläschen genauer charakterisirt, so daß man der Beobachtung wohl Glauben schenken darf. Es heißt: „this globular mass — — was found to consist externally of a mass of nucleated cells, the remains of the tunica granulosa, and of a transparent ring enclosing an opace granular mass and a highly pellucid spot." In beiden Fällen war das Hymen unverletzt, der Tod noch während der Menstruation eingetreten. Andere Beobachter sind freilich nicht so glücklich gewesen. Stunden und Tage lang haben sie dem Mikroskope geopfert, ohne jemals durch einen glücklichen Fund für ihre Bemühungen belohnt zu werden. Doch, wie schon oben bemerkt, die Schwierigkeiten dieser Untersuchungen sind fast unüberwindlich. Das Auffinden des menschlichen Eichens in den Tuben wird immer ein Zufall bleiben.

Wie übrigens die Bildung des gelben Körpers bei den Säugethieren nicht die einzige Veränderung ist, die während der Brunst in den weiblichen Genitalien vor sich geht, so ist sie auch nicht die einzige bei dem menstruirenden Weibe. In Folge des vermehrten Blutandranges wird auch der Uterus der Sitz gewisser eigenthümlicher Vorgänge, wie wir sie schon oben bei den brünstigen Säugethieren kennen gelernt haben. Durch Umfangszunahme und Verdickung der inneren Schleimhaut muß sich derselbe in gleicher Weise für die Aufnahme des Eichens vorbereiten.

Worauf diese Umfangszunahme des menstruirenden Uterus beruhe, ist

Digitized by Google

bis jetzt noch nicht mit völliger Gewißheit nachgewiesen. Indessen ist es sehr wahrscheinlich, daß sie nicht bloß durch den größeren Blutreichthum, sondern auch durch eine Gewebsveränderung in der Substanz der Wandungen bedingt werde. Für den schwangeren Uterus ist dieses wenigstens eine ausgemachte Thatsache (vergl. Kilian, Henle's und Pfeufer's Zeitschrift. IX. S. 1).

Die Verdickung der inneren Schleimhaut reducirt sich im Wesentlichen auf eine ansehnliche Vergrößerung der Uterindrüsen, die sonst nur schwer und selten mit Bestimmtheit wahrgenommen werden können, jetzt aber, während der Menstruation, zu ansehnlichen, über 1‴ langen Schläuchen heranwachsen. Schon mit bloßem Auge sieht man die Oeffnungen derselben, die nach dem Verluste des früheren Flimmerepitheliums frei zu Tage liegen und der ganzen inneren Uterusfläche ein siebförmiges Aussehen geben. Die Drüsen selbst erscheinen auf den Durchschnittsflächen als angeschwollene Stränge mit einem weißlichen, mikroskopisch aus Zellen bestehenden Inhalt. Sie bilden mit den übrigen Gewebstheilen der Schleimhaut eine besondere, gegen die Muskelwandungen scharf begrenzte Schicht, die sich bei eintretender Schwangerschaft ohne Weiteres in die bekannte Tunica decidua verwandelt. In früherer Zeit hielt man die Anwesenheit dieser sogenannten Hunter'schen Haut (deren genetische Beziehung zu der Uterusschleimhaut zuerst von Seiler behauptet, dann neuerdings durch Weber mit Bestimmtheit nachgewiesen wurde) für ein charakteristisches Merkmal der Schwangerschaft, aber seit den Beobachtungen von Pouchet (l. c. p. 250), die späterhin von Robin, Janzer, Coste, H. Meckel und Dalton bestätigt und berichtigt sind — Pouchet waren die Beziehungen der Decidua zu der Uterinschleimhaut unbekannt geblieben — wissen wir, daß ihre Bildung von einer Schwängerung ebenso unabhängig ist, wie die Bildung eines gelben Körpers.

Ob diese Decidua nun aber bei einer jeden Menstruation ihre volle Entwickelung erreiche, ist eine andere Frage. Meckel (a. a. O. S. 199) erklärt sie geradezu für inconstant und sieht in ihr nur eine häufige, bei der Menstruation oft vorkommende Form der Verdickung der Schleimhaut. Auch Dalton erwähnt ihrer keineswegs bei allen den von ihm untersuchten menstruirenden Fruchthältern. Ich selbst beobachtete mit Prof. Bischoff einmal bei einem Uterus mit frischem Corpus luteum, der unmittelbar nach der Menstruation zur Untersuchung kam, eine nur wenig verdickte Schleimhaut von gewöhnlicher Beschaffenheit, während in zweien anderen Fällen eine förmliche Decidua sich entwickelt zeigte, ohne daß wir bestimmte Zeichen einer stattgefundenen Schwängerung oder Begattung entdecken konnten. Nach diesen Beobachtungen scheint es nun wirklich, als wenn die Verdickung der Uterusschleimhaut bei der Menstruation nicht immer bis zu der Bildung einer Decidua hinführe. Daß dieses für die Schicksale des Eichens bei einer etwa eintretenden Befruchtung ganz gleichgültig sei, ist kaum anzunehmen. Viel näher liegt die Vermuthung, daß in solchen Fällen, in denen die Uterusschleimhaut nur unvollständig während der Menstruation sich entwickelt, keine gehörige Befestigung des Eichens und ein sehr frühzeitiger Abortus eintreten werde.

Ueber die späteren Schicksale der Decidua in dem unbefruchteten Uterus ist erst wenig bekannt geworden. Nach den Angaben von Pouchet würde dieselbe in toto abgestoßen und zehn bis funfzehn Tage nach Aufhören der Menstruation unter stärkerem Schleimabgange in Form einer zähen eiweißartigen Masse von flockiger Beschaffenheit durch die äußeren Genitalien aus-

Digitized by Google

geschieden[1]). Für einen solchen Vorgang scheinen auch die schon mehrfach (von Denman, Burdach's Phys. I. S. 67, Oldham, Med. Gazette 1846, p. 919, Dubois, Gazette med. 1847. Nr. 37, Follin, Soc. de Biolog. de Paris. 1849. Dec.) beobachteten pathologischen Fälle zu sprechen, in denen gegen das Ende einer schmerzhaften Menstruation eine mehr oder minder zusammenhängende Hautröhre, die nicht bloß (Dubois) die Gestalt der Uterinhöhle, sondern auch deutlich (Oldham) die drüsige Structur der Decidua hatte, nach außen abging.

Wenn wir alle die einzelnen Erscheinungen der Menstruation jetzt noch einmal, nachdem wir dieselben im Speciellen kennen gelernt haben, in ihrer Gesammtheit überblicken, so, glaube ich, kann wirklich kein längerer Zweifel darüber obwalten, daß der Blutfluß, der sie so auffallend auszeichnet, zu den übrigen gleichzeitigen Veränderungen der inneren Geschlechtsorgane, namentlich zu den Vorgängen in den Ovarien, sich ganz ebenso verhält, wie der periodische Blutabgang bei manchen Säugethieren zu den inneren Erscheinungen der Brunst. Mag dieser Blutfluß auch immerhin das augenfälligste Merkmal der Menstruation sein, das wesentliche Moment derselben beruht in anderen Vorgängen, beruht — so dürfen wir wohl mit aller Entschiedenheit behaupten — in der periodischen Reifung und Lösung der Eichen[2]).

Es ist nicht bloß die Analogie mit den verwandten Thierformen, die uns zu dieser Behauptung berechtigt. Auch sonst giebt es noch eine Anzahl von Thatsachen, die kaum eine andere Deutung zulassen. So ist es z. B. hinreichend bekannt, daß manche Frauen, und namentlich — wenn wir von gewissen pathologischen Zuständen, besonders der Chlorose, absehen — solche, die bei frugaler Nahrung ein arbeitsames und an körperlichen Anstrengungen reiches Leben führen, während der Menstruation nur wenig oder selbst gar kein Blut entleeren. Die äußeren Erscheinungen der Menstruation beschränken sich in solchen Fällen, wie die der Brunst bei den meisten Säuge-

---

[1]) Ich habe später Gelegenheit gehabt, mich davon zu überzeugen, daß um die angegebene Zeit (während der sogenannten weißen Regeln) wirklich sehr allgemein von den Weibern eine zähe Masse, wie sie Pouchet beschrieben, nach außen entleert wird. Bei mikroskopischer Untersuchung besteht dieselbe der Hauptsache nach aus sogenannten Schleim- oder Eiterkörperchen, die mit zahlreichen, oft in größeren oder kleineren Fetzen hautartig zusammenhängenden Pflasterzellen, wie sie bekanntlich (Virchow, Froriep's Not. 1847. Nr. 20) in den oberen Schichten der Decidua vorkommen, untermischt sind. Daneben aber finde ich hier und da unverkennbare Spuren der früheren Uterindrüsen, einfache Schläuche von ansehnlicher Größe mit einer äußeren structurlosen Haut und abgeplatteten, beinahe pflasterförmigen Zellen im Inneren. Die Drüsen der Decidua enthalten allerdings kurze Cylinderzellen (beim Schwein nach Leydig's Entdeckung mit Flimmerhaaren); diese können aber ja allmälig ihre frühere Form verändern. Hiernach scheint es mir nun wirklich sehr wahrscheinlich, daß die Decidua im unbefruchteten Uterus abgestoßen und schließlich in veränderter Form (als ein gallertartiger ziemlich fester Schleim) ausgeschieden werde.

[2]) Als einen Unterschied zwischen Brunst und Menstruation macht man noch heute bisweilen den Satz geltend, daß bei den brünstigen Säugethieren die Geschlechtslust sehr auffallend erhöht sei, während das menstruirende Weib dagegen eine Abneigung vor dem männlichen Geschlechte habe. Indessen bemerkt schon Bischoff mit Recht, das auch das weibliche Thier (Hündin u. a.) bei dem Eintritte der Brunst die Begattung nicht zulasse, sondern erst dann, wenn die die Brunst begleitenden Phänomene bis zu einer gewissen Stufe entwickelt sind. Und mit dem Ablauf der Menstruation erhöht sich auch bei dem menschlichen Weibe bekanntlich der Geschlechtstrieb.

Digitized by Google

thieren, auf die Ausscheidung eines mehr oder minder reichlichen Schleimes, und sind mitunter sogar so unbedeutend, daß sie ganz unbemerkt vorübergehen. Auch bei den Lappländerinnen und anderen Bewohnern arctischer Länder soll der Menstrualfluß im höchsten Grade beschränkt sein.

Daß die eigentliche Ursache der Menstruation aber wirklich in den Ovarien zu suchen sei, daß der Uterus erst secundär sich dabei betheilige, dafür sprechen eine Menge pathologischer Fälle in überzeugendster Weise. Ich erinnere hier zunächst an die schon oben erwähnten Beobachtungen von Roberts (Journ. l'Expérience 1843), nach denen die weiblichen Castraten einer jeden Spur der Menstruation entbehren, wie die verschnittenen Schweine der Brunst, erinnere an den bekannten, vielleicht noch überzeugenderen Fall des berühmten Pott (Oeuvres chirurgic. Par. 1771. T. I. p. 492), in dem bei einer gesunden, in normaler Weise menstruirenden Frau von 25 Jahren mit der Entfernung der beiden Ovarien, die bruchsackförmig durch den Leistencanal hervorgetreten waren, die Menstruation für immer ausblieb. Ebenso fanden Hannover (om Menstruationens Betydning, Kjobenhavn. 1851) und Bernard (l'Union, 1851. p. 127) bei Frauen, die niemals menstruirt gewesen waren, auch niemals geboren hatten, eine unvollständige Entwickelung oder selbst einen gänzlichen Mangel der Ovarien, während die übrigen Geschlechtstheile ganz normal gebildet waren. (In dem Falle von Hannover waren die Eierstöcke klein und ohne Graaf'sche Follikel). Der angeborene oder auch später durch eine Operation herbeigeführte Mangel des Uterus kann dagegen nur den Blutfluß der Menstruation unterdrücken. Die Veränderungen in den Ovarien, Reifung und Lösung der Eier, gehen in gewohnter Weise vor sich und äußern sich (vergl. Tiedemann, über die stellvertretende Menstruation S. 32 ff.; Bernard, l. c.) in periodischen Erscheinungen einer örtlichen oder allgemeinen Congestion, die den Menstrualfluß vertreten.

Obgleich wir nun übrigens nach allen diesen Thatsachen den periodischen Blutabgang aus den äußeren Genitalien des menschlichen Weibes nicht für die wesentliche Erscheinung der Menstruation halten können, so sind wir doch weit davon entfernt, überhaupt eine jede physiologische Bedeutung desselben zu bestreiten. Die Erfahrungen der ärztlichen Praxis würden uns bald eines Anderen belehren. Die plötzliche Unterdrückung des Menstrualflusses, eine Störung jener physikalischen Vorgänge, die den Austritt des Blutes aus den Gefäßen des Uterus vermitteln, hat ja bekanntlich in fast allen Fällen eine Reihe von mehr oder minder gefährlichen krankhaften Symptomen zur Folge.

Das Blut, das zur Zeit der Menstruation entleert wird, enthält alle wesentlichen Bestandtheile des normalen Blutes, enthält außer dem Eiweiß, dem Blutfarbestoff, den Salzen u. s. w. nach den neueren Untersuchungen von Denis (Coste, l. c. p. 205) und Henle namentlich auch Faserstoff, dessen Vorkommen man früherhin in Abrede stellte. Die Besonderheiten, die es darbietet, werden sich durch die äußeren Verhältnisse, unter denen es entleert wird, gewiß hinlänglich erklären lassen. Unter solchen Umständen möchten wir denn auch wohl schwerlich berechtigt sein, das Menstrualblut etwa als einen unbrauchbaren Auswurfsstoff zu betrachten. Es ist ein Theil des Blutes, das im Körper circulirt, ebenso brauchbar, wie der zurückbleibende, für die materiellen Bedürfnisse des Körpers. Aber es ist nicht zu jeder Zeit, nicht unter allen Umständen zu verwerthen. Es ist ein Ueberschuß, der im Getriebe des individuellen Lebens gewonnen wird, dessen Bil-

Digitized by Google

dung durch die ganze mechanische Anlage des Körpers ermöglicht ist. In dieser Beziehung steht es dem Bildungsmateriale, welches sonst etwa für den Aufbau des Embryo, für die Ausstattung der Eier u. s. w. verwendet wird, vollständig gleich. Und in der That cessirt auch bekanntlich der Menstrualfluß von dem Momente an, in dem der Embryo im Schooße der Mutter seine Ansprüche geltend macht. Der Ueberschuß, der früherhin unbeschadet der individuellen Existenz entfernt werden konnte, ja selbst entfernt werden mußte, wenn er nicht die mannigfachsten Störungen veranlassen soll, dient jetzt dazu, die vermehrten Ausgaben zu decken[1]). Dasselbe gilt von der Milchabsonderung während des Stillens, dasselbe von gewissen krankhaften Veränderungen in dem Nutritionsprocesse (Chlorose), dasselbe auch von einer Anzahl äußerer Momente, die (dürftige Ernährung, angestrengte Arbeiten u. s. w.) den Ueberschuß, der sonst etwa gebildet werden könnte, verkleinern oder gänzlich absorbiren. Die Absonderung des Menstrualblutes steht in dieser Hinsicht unter denselben physiologischen Gesetzen, die wir früherhin für den Erwerb des Bildungsmateriales überhaupt entwickelt haben. Nach unserer Ansicht ist die Abscheidung des Menstrualblutes nichts Anderes, als die Abscheidung eines überschüssigen Bildungsmateriales in einer eigenthümlichen Form. Was sonst als Eisubstanz den mütterlichen Körper verläßt, tritt hier als Blut aus, in einer Form, die wir ja auch für das Ei als die ursprüngliche bezeichnen müssen.

Halten wir diese Ansicht fest, dann wird es auch verständlich, warum sich das Vorkommen des Menstrualflusses ausschließlich auf die Gruppe der Säugethiere beschränkt. Diese Thiere sind ja eben diejenigen, bei denen die Ausstattung der Eier verhältnißmäßig die allergeringsten Ansprüche macht, denen also auch nach der Production derselben verhältnißmäßig noch ein ganz ansehnlicher Ueberschuß von Bildungsmaterial verbleiben wird. Wo dieser nun durch die übrigen Leistungen des geschlechtlichen Lebens oder auf sonst eine Weise nicht weiter verwerthet wird, da öffnet sich ein neuer Ausweg: er wird ohne Weiteres aus dem Körper ausgeschieden. Wenn die Ausstattung der Eier bei den Säugethieren denselben Aufwand an Material voraussetzte, wie bei den übrigen Thierformen, so würde für die Ausscheidung des Menstrualblutes wohl schwerlich Etwas übrig bleiben, der Menstrualfluß entweder vollständig fehlen, oder doch außerordentlich beschränkt sein.

Die Ueberlegung, die wir hier angestellt haben, führt auch noch zu einer anderen wichtigen Erkenntniß. Wären die Säugethiere eierlegende Geschöpfe, wie die Vögel, so würde das Ei derselben sonder Zweifel auch das ganze Material für die embryonalen Bedürfnisse enthalten müssen, da eine Metamorphose, wie sie aus der allzukärglichen Ausstattung der Eier nothwendig (vgl. S. 730) hervorgeht, mit der Warmblütigkeit der betreffen-

[1]) Ein neugeborenes Kind wiegt mit dem Mutterkuchen ꝛc. durchschnittlich etwa 4000 Gr. Diese 4000 Gr. Bildungsmaterial werden in 10 Monaten von der Mutter für die Bedürfnisse des Kindes verausgabt, sie bilden einen Ueberschuß, der im anderen Falle größtentheils (in der letzten Zeit der Schwangerschaft tritt gewöhnlich Abmagerung ein, ein Beweis, daß die Mutter mehr als den Ueberschuß verausgabt) durch den Menstrualfluß würde ausgeschieden sein. Vertheilen wir von jenen 4000 Gr. nun etwa 3000 über zehn Menstrualperioden, so würde für eine jede 300 Gr. kommen, eine Menge, die in der That auch annäherungsweise der Menge des entleerten Menstrualblutes entspricht. (Schon Valentin hat eine ähnliche Betrachtung angestellt, Physiol. Bd. II. Abthl. 3. S. 35.)

Digitized by Google

den Geschöpfe wohl schwerlich sich vereinigen lassen möchte. Die Bildung des Embryo nimmt nun aber z. B. bei dem Menschen zehn Mondsmonate lang die Ersparnisse des Körpers in Anspruch. Da die vollständige Ausstattung eines Eies natürlich dieselben Ansprüche macht, so würde im Falle unserer Voraussetzung nur alle zehn Monate ein Ei zur Reife kommen, nur alle zehn Monate also auch eine Brunst eintreten. Bei einer solchen Einrichtung wäre nun aber begreiflicher Weise die Möglichkeit einer Conception in einem so hohen Maße beschränkt, daß die Größe der Nachkommenschaft darunter bedeutend leiden müßte. Durch die gegenwärtige Einrichtung ist dieser Ausfall dagegen vermieden. Das Material, welches sonst für eine Brunst ausreichen würde, vertheilt sich jetzt über zehn auf einander folgende Brunsten, von denen eine jede einzelne die Möglichkeit einer Befruchtung zuläßt. Allerdings bleiben die Eier dabei klein und von unvollständiger Ausstattung, allein die Entwickelung derselben geschieht im Inneren des mütterlichen Körpers, wo durch besondere Veranstaltungen der mannigfachsten Art für eine spätere Nahrungszufuhr, je nach den Bedürfnissen, gesorgt ist. Die Kleinheit der Säugethiereier, die so außerordentlich auffallend ist, erscheint uns hiernach von der höchsten Bedeutung für die Bedürfnisse des Naturhaushaltes. Sie ist ein Mittel, die Möglichkeit der Befruchtung zu vervielfältigen und dadurch, auf indirectem Wege, die Fruchtbarkeit der Säugethiere zu erhöhen.

Wir haben vorher die physiologischen Beziehungen des Menstrualblutes zu den weiblichen Zeugungsproducten hervorgehoben, haben den Nachweis geliefert, daß beide gemeinsam aus derselben Quelle, dem erübrigten Bildungsmateriale, hervorgehen. Es erscheint unter solchen Umständen die neue Lehre von der Menstruation, nach der die Ausscheidung dieser beiden Stoffe beständig zu derselben Zeit stattfindet, auch von dieser Seite vollkommen gerechtfertigt. Wenn wir solches hier noch besonders hervorheben, so geschieht das deshalb, weil diese Thatsache mehrfach in neuerer Zeit in Zweifel gezogen worden ist.

Man hat zunächst behauptet, daß eine Menstrualblutung auch selbstständig, ohne gleichzeitiges Reifen eines Eichens oder Graaf'schen Follikels erfolgen könne. Um diese Behauptung wahrscheinlich zu machen, beruft man sich auf die bekannten Fälle von Austritt eines Eichens ohne vorausgegangenen Menstrualfluß — aber man vergißt, daß diese beiden Erscheinungen von höchst ungleichem Werthe sind. Bei der Menstruation des Weibes ist ja, wie wir zur Genüge wissen, nicht der Blutabgang, sondern die Reifung des Eies der wesentliche Vorgang. Die erstere kann in gewissen Verhältnissen fehlen, ohne daß deshalb die Reifung und Lösung der Eichen behindert wird. Daß auch das andere der Fall sein könne, wird hierdurch noch nicht im Geringsten bewiesen. Nur die Erfahrung kann hier sprechen, und die Erfahrung hat bis jetzt geschwiegen. Die einzigen Beobachtungen, die man hier etwa anführen könnte, sind die beiden oben erwähnten Fälle von Coste und Meckel, in denen allerdings die Menstruation ohne Bersten eines Follikels vorübergegangen zu sein scheint. Aber das Bersten des Follikels ist wohl schwerlich die Hauptsache bei den Veränderungen, die während der Brunst mit den Ovarien geschehen. Sie ist nur die Folge des Reifens, eine Erscheinung, die überdies gewöhnlich erst mehrere Tage nach Beginn des Menstrualflusses eintrifft, die auch vielleicht einmal aus diesem und jenem Grunde ausbleiben kann, ohne daß dadurch die übrigen Vorgänge der Brunst im Wesentlichen gestört werden.

Digitized by Google

Bei den Fröschen findet man lange nach dem Ende der Brunst mitunter in den Ovarien noch einzelne reife Eier, die nicht austreten konnten und jetzt nun allmälig der Resorption anheimfallen. Daß bei den Säugethieren ähnliche Erscheinungen vorkommen können, ist jedenfalls sehr gut denkbar. Daß die angezogenen Fälle aber wirklich in diese Gruppe gehören, wie wir schon oben erwähnten, gewinnt dadurch wenigstens einige Wahrscheinlichkeit, daß in beiden die Existenz eines ungewöhnlich großen Graaf'schen Follikels ausdrücklich hervorgehoben worden. Ueber das Eichen im Inneren des Follikels, die Bildung seines Discus u. s. w. erfahren wir freilich Nichts — obgleich solches natürlich für die Entscheidung der vorliegenden Frage von höchster Bedeutung sein würde.

Daß der Menstrualfluß nun aber ohne alle Veränderungen der Ovarien, daß er ohne Reifung der Eier eintreten könne, ist bis jetzt eine bloße Hypothese, die durch keine einzige Beobachtung gestützt werden kann. Sie ist nach Allem, was wir über die Vorgänge der Menstruation, über den physiologischen Zusammenhang derselben wissen, im höchsten Grade unwahrscheinlich. Allerdings glaubt Meckel (a. a. O. S. 196) durch seine Beobachtungen über das Vorkommen der gelben Körper zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß der Menstrualfluß sogar in der Regel selbstständig vor sich gehe und nur alle 9 bis 12 Monate einmal mit dem Abgang eines Eichens verbunden sei. Allein hierzu ist Meckel nur durch die irrthümliche Annahme verleitet, daß der gelbe Körper unter allen Umständen, auch bei nicht geschwängertem Uterus, zu seiner Rückbildung wenigstens eines Zeitraumes von 9 Monaten bedürfe. In dieser Annahme befangen müßte er natürlich nach der neuen Lehre von der Menstruation als nothwendig voraussetzen, »daß bei jeder nichtschwangeren, regelmäßig menstruirten, plötzlich verstorbenen Frau nicht nur ein etwa 8‴ großer frischer gelber Körper, sondern auch ein etwas kleinerer von der vorletzten Menstruation und überhaupt eine Stufenreihe immer kleinerer, immer älterer Körper vorkomme.« Allerdings wird man nun wohl niemals die Eierstöcke einer gesunden Person untersuchen können (dazu genügt freilich nicht ein bloß oberflächlicher Blick — obgleich derselbe häufig schon hinreicht, die durch zahlreiche, tellerförmig vertiefte Narben zerrissene Oberfläche zu erkennen —, auch nicht ein einfacher Längsdurchschnitt, wie er gewöhnlich bei den Sectionen gemacht wird), ohne außer dem jüngsten gelben Körper noch eine größere Anzahl älterer anzutreffen; aber diese bilden niemals eine streng continuirliche Reihenfolge, sondern stehen so ziemlich auf derselben Entwickelungsstufe. Es ist selbst selten, daß man in demselben Eierstocke neben dem jüngsten gelben Körper nur einen einzigen an Größe nahestehenden findet. Nach unseren früheren Bemerkungen über die Chronologie der sogenannten falschen gelben Körper werden sich diese Thatsachen leicht erklären lassen, während Meckel dagegen, der den Unterschied zwischen den falschen und wahren gelben Körpern übersehen hatte, dadurch zu einer Behauptung veranlaßt werden mußte, die wir heute mit Recht als eine gänzlich verfehlte bezeichnen können. Wie schwankend die Stütze seiner Ansicht sei, hat Meckel übrigens selbst sehr wohl erkannt. Er giebt zu, daß sie fallen müsse, »sobald bewiesen werde, daß unter Umständen die Metamorphose des gelben Körpers weit schneller vor sich gehe.« Und dieses ist durch Dalton u. A. heute wohl mit völliger Bestimmtheit nachgewiesen.

Die Einwürfe gegen die neue Lehre von der Menstruation beschränken sich übrigens nicht auf diesen einen Punkt. Man hört auch ferner oftmals

Digitized by Google

die Behauptung, daß die Reifung und Lösung der Eier nicht ausschließlich an die Perioden der Menstruation gebunden sei, sondern, sei es nun constant, sei es eventuell, auch noch zu anderen Zeiten und dann ohne Menstrualfluß eintrete. Indessen vergebens sehen wir uns auch hier nach einer strengen Beweisführung um. Die Fälle, in denen die Bildung eines gelben Körpers, in denen auch vielleicht die Conception ohne vorausgegangenen Blutfluß erfolgte (z. B. während der Lactationsperiode, wie es hier und da vorkommt, während der Chlorose u. s. w.), können hier natürlich nicht geltend gemacht werden, da wir wissen, daß es auch, wenn ich so sagen darf, eine Menstruation ohne Menstrualfluß giebt. Es handelt sich um die Möglichkeit einer intermenstrualen, d. h. einer unregelmäßigen und zufälligen, Reifung und Lösung der Eier neben der periodischen Wiederkehr derselben zur Zeit der Menstruation.

Die anatomischen Untersuchungen der Genitalien haben uns bisher noch mit keinem einzigen Falle bekannt gemacht, der die wirkliche Existenz eines solchen Vorganges nachwiese. Wo wir bisher einen gelben Körper antrafen, da ließ sich die Anwesenheit desselben beständig auf eine vorausgegangene Menstruation zurückführen. Selbst da, wo etwa mehrere gelbe Körper von ansehnlicherer Größe zugleich in den Eierstöcken vorkamen (wie es namentlich Dalton zu verschiedenen Malen beobachtete), repräsentirten dieselben doch immer so verschiedene Entwickelungszustände, daß sie, nach unseren gegenwärtigen Erfahrungen über die Chronologie dieser Gebilde, durch die Annahme einer regelmäßigen periodischen Production in mehreren auf einander folgenden Menstruationsterminen sich genügend erklären ließen. Jedenfalls dürfen wir aus diesen Thatsachen so viel entnehmen, daß die intermenstruale Bildung eines gelben Körpers keine constante Erscheinung sei, daß die Reifung und Lösung der Eichen nicht, wie es z. B. Hirsch (Zeitschr. für rationelle Medicin. 1852. Bd. II. S. 132) behauptet hat, continuirlich, wie die Ausscheidung des Samens bei den männlichen Individuen[1]), vom Anfang der Pubertät bis zum Ende derselben, vor sich gehe. Wir würden in diesem Falle bei einer jeden gesunden Frau außer der Zeit der Schwangerschaft eine vollständige Stufenfolge verschiedener gelben Körper antreffen müssen.

Die anatomischen Befunde sind es aber auch nicht, welche die Vertheidiger einer solchen Behauptung für sich anführen. Es sind vielmehr gewisse Erfahrungen über die Empfängnißfähigkeit des Weibes, auf die sie sich zur Stütze ihrer Annahme beziehen. Ist es richtig, wie wir nach dem Vorgange von Pouchet, Raciborsky, Bischoff u. A. behaupten, daß immer nur bei einer Menstruation die Reifung und Lösung eines Eichens stattfinde, so kann auch natürlich nur zu dieser Zeit eine Befruchtung erfolgen. Das menschliche Eichen bedarf nun zu seinem Durchtritt durch die Eileiter höchstens des Zeitraumes von 8—12 Tagen (das Ei des Meer-

[1]) Auch bei den Männern ist die Bildung und Ausscheidung des Sperma vielleicht nicht so continuirlich, wie man gewöhnlich annimmt. Allerdings scheinen dieselben zu jeder Zeit im Stande zu sein, einen fruchtbaren Beischlaf auszuüben, indessen das kann hier natürlich, wo die Menge des vorhandenen Sperma nicht bei jedem Coitus erschöpft wird, Nichts entscheiden. Auf der anderen Seite spricht aber die bekannte Erfahrung, daß bei enthaltsamen Männern sehr häufig in bestimmten ungefähr vierwöchentlichen Terminen ein unwillkürlicher Samenerguß stattfindet, in der That für eine gewisse Periodicität in der Bildung der Samenelemente.

Digitized by Google

schweinchens und Kaninchens 3, das der Wiederkäuer [1]) höchstens 4 — 5, das des Hundes etwa 8—10 Tage) — nur so lange wird es also auch aus Gründen, die wir erst später entwickeln können, befruchtungsfähig sein. Wenn wir nun annehmen, daß sich das Eichen in der Regel erst gegen das Ende der Menstruation aus dem Eierstocke löst, so würde die Möglichkeit einer Befruchtung sich also auf die ersten 8 bis 10 bis höchstens 12 Tage nach Aufhören des Menstrualflusses beschränken. In der That ist es nun auch, wie wir schon früher einmal gelegentlich bemerkt haben, eine seit Hippokrates und Aristoteles sehr allgemein bekannte Erfahrung (vgl. Nägele, Erfahrungen und Abhandlungen u. s. w. Mannheim 1812), daß die Frauen gleich nach der Menstruation am leichtesten empfangen. Nach den Annahmen von Pouchet, Raciborsky, Bischoff u. s. w. dürfte dieser Zeitraum aber nicht nur der günstigste für eine Befruchtung sein, sondern überhaupt auch der einzige, in dem dieselbe stattfindet. Mit der Entfernung des Eichens aus den Genitalien muß ja natürlich ein Stadium der Sterilität anheben, das bis zur nächsten Menstruation dauert.

Um für die Entscheidung dieser Frage einiges Material zu gewinnen, schien es mir nicht unzweckmäßig, den statistischen Weg einzuschlagen, in einer größeren Menge von Fällen die Hochzeits- und entsprechenden Erstgeburtstermine mit einander zu vergleichen. Da es eine bekannte Thatsache ist, daß fast alle Ehen in der Zwischenzeit zwischen je zwei Menstruationsterminen, etwa 2—18 Tage nach Aufhören des Menstrualflusses, geschlossen werden, so wird sich die Richtigkeit unserer Ansichten durch die Verschiedenheiten in der Geburtszeit des ersten Kindes prüfen lassen. Wenn wir die Dauer der Schwangerschaft als normal voraussetzen, so wird nach ihnen etwa in der Hälfte der Fälle, in der die Ehen vom 2. — 10. Tage nach Aufhören des Blutflusses geschlossen würden, die Geburt um reichlich 14 Tage bis 3 Wochen früher eintreten müssen, als in den übrigen Fällen, in denen die Verheirathung zu einer späteren Zeit erfolgte, zu spät, als daß das Eichen der vorhergehenden Menstruation noch befruchtet werden könnte.

Durch die Güte eines mir befreundeten Pfarrers, des Pastor Vibrans zu Helmstedt, im Braunschweigischen, erhielt ich als Auszug aus den dortigen Kirchenbüchern ein Verzeichniß von etwa 110 Hochzeitsterminen mit den Daten der dazu gehörenden Erstgeburten, die ich mit anderen gelegentlich zusammengetragenen Fällen vermehrt, in der nachfolgenden Uebersicht neben einander gestellt habe, nachdem sie vorher alle auf denselben Hochzeitstag, den 1. Januar, berechnet worden sind [2]).

---

[1]) Das Eichen des Rehes macht hier nach den neueren (noch nicht publicirten) Untersuchungen von Bischoff, dem wir auch die übrigen Angaben entlehnt haben, keine Ausnahme, obgleich Ziegler (Beobachtungen über die Brunst und den Embryo der Rehe) für dieses Thier den Aufenthalt der Eier in den Eileitern auf fast drei Monate angiebt.

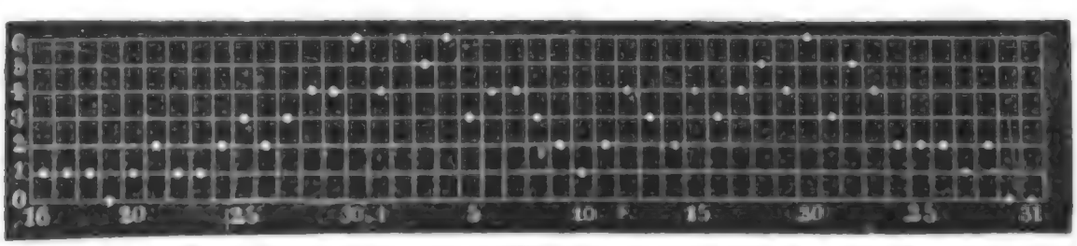
[2]) Ausdrücklich will ich übrigens hier bemerken, daß bei der Auswahl dieser Fälle mit der nöthigen Vorsicht zu Werke gegangen ist, daß ferner auch die meisten derselben der mittleren oder höheren Classe der Gesellschaft angehören.

Digitized by Google

Hochzeitstag.	Geburtstag.	Zahl der Fälle.	Hochzeitstag.	Geburtstag.	Zahl der Fälle.
den 1. Jan.	den 16. Sept.	1	den 1. Jan.	den 9. Octbr.	2
den 1. »	den 17. »	1	u. s. w.	den 10. »	1
den 1. »	den 18. »	1		den 11. »	2
den 1. »	den 19. »	0		den 12. »	4
u. s. w.	den 20. »	1		den 13. »	3
	den 21. »	2		den 14. »	2
	den 22. »	1		den 15. »	4
	den 23. »	1		den 16. »	3
	den 24. »	2		den 17. »	4
	den 25. »	3		den 18. »	5
	den 26. »	2		den 19. »	4
	den 27. »	3		den 20. »	6
	den 28. »	4		den 21. »	3
	den 29. »	4		den 22. »	5
	den 30. »	6		den 23. »	4
	den 1 Octbr	4		den 24. »	2
	den 2 »	6		den 25. »	2
	den 3. »	5		den 26. »	2
	den 4. »	6		den 27. »	1
	den 5. »	3		den 28. »	2
	den 6. »	4		den 29. »	1
	den 7. »	4		den 30. »	0
	den 8. »	3		den 31. »	0
		66			62

Nach Ende October fallen nur noch einzelne Geburten in unregelmäßigen Zwischenräumen (den 6. Nov., den 10., den 12., den 20. u. s. w.).

Ich brauche kaum noch besonders hervorzuheben, daß die Resultate dieser Zusammenstellung unseren Voraussetzungen vollständig entsprechen. Die Geburten fallen in so verschiedenen Zeiten, daß es unmöglich ist, sie, selbst mit Berücksichtigung der Schwankungen in der Länge der Schwangerschaft, auf denselben Conceptionstermin zu reduciren. Die einzelnen Conceptionen müssen zum Theil durch wochenlange Zwischenräume von einander getrennt gewesen sein. Nach der Verschiedenheit in den Geburtsterminen können wir die Fälle unserer Tabelle, wie es auch oben geschehen ist, in zwei Hälften oder Reihen theilen, von denen eine jede, wie die nachstehende Curve zeigt, ihren besonderen Culminationspunkt hat, in welchem die Zahl der Geburten das Maximum ihrer Höhe erreicht.



Für die erste Hälfte fällt dieses Maximum gegen das Ende September und Anfang October, für die zweite um den 20. September. Dem ersteren entspricht eine Menstruationsperiode in den letzten Tagen des December, dem anderen eine solche etwa um den 10. Januar. Die erste Hälfte würde also diejenigen Fälle enthalten, in denen noch das bei der vorhergehenden Menstruation gelöste Eichen befruchtet werden konnte, die andere dagegen

Digitized by Google

jene, in denen die Verheirathung in das Stadium der Sterilität fiel, in denen die Bedingungen der Conception erst bei der nächsten Menstruation wiederkehrten.

Daß dieses ganz genau für alle einzelnen Fälle gilt, läßt sich natürlich nicht behaupten, allein das ist auch ziemlich gleichgültig. Es handelt sich hier nur im Allgemeinen um die Erklärung der vorliegenden Thatsachen, und diese wird wohl durch unsere Supposition am einfachsten gefunden. Eine Anzahl dieser Fälle kenne ich genauer, und fast alle entsprechen unserer Voraussetzung. In vier Fällen, in denen die Hochzeit 10, 11, 15, 18 Tage nach Aufhören der Menstruation geschah, trat die Conception erst bei der nächsten Menstruation ein, in drei anderen, wo sie 2, 3 und 5 Tage nachher geschah, sogleich. Nur in einem einzigen Falle, in dem die Ehe gleichfalls 3 Tage nach der Menstruation geschlossen wurde, erfolgte die Schwangerschaft erst nach nochmaligem Eintritt derselben.

Obgleich nun durch die Resultate unserer Zusammenstellung die wirkliche Existenz einer Sterilität zwischen den einzelnen Menstruationen fast zur Evidenz nachgewiesen sein möchte, wird dieselbe dennoch von vielen Seiten in Abrede gestellt. Man behauptet, daß die Fähigkeit der Conception — wenn auch vielleicht in geringerem Grade — in der ganzen Zwischenzeit zwischen den einzelnen Menstruationsperioden, daß sie mit anderen Worten ununterbrochen und beständig vorhanden sei. Man bezieht sich auf die jüdischen Gesetze und Gebräuche, nach denen der Beischlaf erst am Abende des zwölften Tages vom Eintritt der Menstruation an gerechnet — sieben Tage nach Aufhören des Blutflusses — erlaubt sei (Hirsch); man führt Fälle an, in denen ein Coitus noch 12 bis 14 Tage nach dem Aufhören des Menstrualflusses (Wagner), ja selbst 18 Tage nachher — 22 Tage nach Eintritt desselben — (Hirsch) fruchtbar gewesen sei. Mir selbst sind von glaubhaften Männern, von Aerzten und Physiologen, einige solche Fälle mitgetheilt. In dem einen waren 13 Tage, in den anderen 16, 18 und selbst 20 nach dem Menstrualflusse (resp. 18 bis 24 Tage nach Eintritt desselben) verflossen, bevor der Coitus erfolgte, und dennoch trat eine Conception ein.

Ich bin natürlich weit davon entfernt, die Glaubhaftigkeit dieser Angaben in Zweifel zu ziehen, aber das muß ich bestreiten, daß sie nur irgendwie die Frage, um die es hier sich handelt, entscheiden können. Die Gegner der neuen Lehre von der Menstruation ziehen daraus den Schluß, daß die Befruchtung von dem betreffenden Coitus her datire, daß in Folge desselben oder auch zufällig zu dieser Zeit eine intermenstruale Reifung und Lösung eines Eichens stattgefunden habe. Aber zu einer solchen Schlußfolgerung sind sie durch Nichts berechtigt. Die Befruchtung setzt allerdings beständig ein reifes Ei voraus, sie geschieht nur dann, wenn ein solches mit zeugungskräftigen Samenkörperchen in Contact kommt, aber wir wissen einmal, daß die Zeugungsfähigkeit der letzteren erst mit ihrer Beweglichkeit aufhört und sodann, daß diese (S. 825) in den weiblichen Genitalien eine nicht unbeträchtliche Zeit hindurch fortdauert. Prévost und Dumas, ebenso auch Bischoff, fanden bei Hunden und Kaninchen noch 6—8 Tage nach der Begattung bewegliche Samenfäden in dem Uterus der Weibchen, ich selbst bei der Henne nach 8, bei der Lacerta vivipara sogar nach mindestens 12 Tagen. Ich sehe keinen Grund, warum diese Verhältnisse nicht auch auf den Menschen ihre Anwendung finden sollten, warum nicht auch hier die Samenfäden in den inneren weiblichen Organen mindestens 6—8 Tage, vielleicht unter günstigen Umständen noch länger, theilweise beweglich, also auch befruchtungs-

Digitized by Google

fähig bleiben sollten. Ist dem nun aber so, dann finden die angeführten Fälle in einfacher Weise ihre Erklärung. Die Befruchtung wird dann in den angeführten Fällen nicht sogleich bei dem Coitus eingetreten sein, sondern erst später, wenn bei der nächsten Menstruation, wie gewöhnlich, ein Eichen gelöst wurde.

Man könnte hier freilich einwenden, daß die Secretionen des Uterus während der Menstruation, die eine deutliche alkalische [1]) Beschaffenheit haben (Vogel), die Integrität der Samenfäden aller Wahrscheinlichkeit nach beeinträchtigen, also auch eine Befruchtung durch Samenfäden, die während der Menstruation in den weiblichen Genitalien verweilt hätten, unmöglich machen würden; aber wir müssen nur berücksichtigen, daß die Samenfäden bis in die Eileiter hinein gelangen, also an einen Ort, der sie vor allen Einwirkungen von dieser Seite her vollständig schützt. Ueberdies sind auch ziemlich zahlreiche Fälle bekannt geworden, in denen ein Coitus während der Menstruation ein fruchtbarer war (u. A. Raciborsky, de la puberté p. 463). Man weiß sogar von Weibern, die ausschließlich während der Menstruation concipirten (vgl. Litzmann a. a. O. S. 47).

In einigen der oben erwähnten Fälle ist indessen der Zeitraum zwischen dem stattgefundenen Coitus und der zunächst darauf folgenden Lösung des Eichens vielleicht zu groß, als daß wir mit Recht annehmen dürften, es hätten die Samenfäden so lange ihre völlige Integrität behalten [2]). In solchen Fällen mag dann aber der betreffende Coitus zu der Befruchtung überhaupt gar keine Beziehung haben. Auch vor der letzten Menstruation hat dann gewiß ein Beischlaf stattgefunden, den man nur deshalb nicht in Anschlag brachte, weil die Menstruation noch einmal darauf eintrat. So kann ich es namentlich auch für drei von den schon oben erwähnten, mir näher bekannten Fällen anführen. In zweien war der Coitus 2 Tage vor Eintritt der Menstruation, in dem dritten 4 Tage vorher ausgeübt. Nur in einem Falle wurde solches entschieden in Abrede gestellt, es war das der zuletzt erwähnte, in dem der Coitus 24 Tage nach Eintritt oder, da die Frau ganz regelmäßig menstruirt war, 4 Tage vor Eintritt des Menstrualflusses stattgefunden hatte. Auch Raciborsky erwähnt (l. c. p. 458 ff.) vier Fälle, in denen der Coitus 2—3 Tage vor Eintritt der Menstruation, zwei, in denen er sogar 8 Tage vorher eine Schwängerung zur Folge hatte. Die Menstrualblutung, die auf diesen fruchtbaren Beischlaf erfolgte, verlief übrigens nur ein einziges Mal in gewohnter Weise. In dreien Malen war sie beträchtlich kürzer, als sonst, in zweien anderen fehlte sie selbst vollkommen. Ob solche Unregelmäßigkeiten etwa auch in den von mir angegebenen Fällen stattgefunden haben, vermag ich nicht zu berichten.

Die Thatsachen, die wir hier mitgetheilt haben, beweisen wohl zur Genüge, daß eine Befruchtung und ein fruchtbarer Coitus durch den Zeitraum von mehreren Tagen von einander getrennt sein können. Zur Zeit der Sterilität, in der eine Befruchtung unmöglich ist, kann immerhin ein fruchtbarer Beischlaf erfolgen, wenn auch die Möglichkeit desselben vielleicht nur sehr gering ist, und namentlich viel geringer, als in den ersten Tagen nach der Menstruation. Ich halte es selbst für höchst

---

[1]) Nach Retzius reagirt das Menstrualblut sauer (von freier Milch- und Phosphorsäure).

[2]) Schon am fünften Tage ist die Menge der beweglichen Samenfäden in den weiblichen Organen des Hundes beträchtlich vermindert.

Digitized by Google

wahrscheinlich, daß zwischen je zweien Menstruationen ein Zeitraum liegt, in dem ein Coitus beständig ohne Erfolg bleibt, aber dieser Zeitraum ist gewiß in ziemlich enge Grenzen eingeschlossen und vielleicht von schwankender Länge. Er wird mit der Entfernung des Eichens aus den Genitalien beginnen und von da etwa bis 8 oder 10 Tage vor Eintritt der nächsten Menstruation währen. Je näher der Coitus von diesem Zeitraume an die vorhergehende oder nachfolgende Menstruation rückt, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit einer Schwängerung werden.

Ich weiß sehr wohl, daß man seit der neuen Lehre von der Menstruation in wissenschaftlichen und populären Werken behauptet hat, und zwar auf das Entschiedenste behauptet hat, daß ein jeder Coitus von dem 12. Tage nach Aufhören der Menstruation an bis zum Wiedereintritt derselben ein unfruchtbarer sei; allein ich stehe nicht an, diese Behauptung eben so entschieden als eine irrthümliche zu bezeichnen. Sie ist daraus hervorgegangen, daß man die Conception ausschließlich von der Anwesenheit der Eier in den Leitungsapparaten, nicht auch zugleich von der der Samenfäden abhängig machte, daß man ohne allen Grund die Zeugungskräftigkeit der letzteren nach ihrer Uebertragung in die weiblichen Organe in kürzester Frist erlöschen ließ.

4. Die Geschlechtsproducte auf ihrem Wege nach außen.

Mit der Lösung von den Keimdrüsen beginnt eine neue Periode in der Geschichte der Geschlechtsproducte. Sie verlassen ihre Bildungsstätte, um an einem anderen Orte, meist außerhalb des Körpers, der sie hervorgebracht hat, ihrer weiteren Bestimmung entgegen zu gehen.

In der Regel geschieht diese Wanderung der Geschlechtsproducte, wie wir wissen, durch Hülfe besonderer sogenannter Leitungsapparate, die sie gewöhnlich auf directem Wege, durch einen continuirlichen oder temporären Zusammenhang mit den Keimdrüsen in sich aufnehmen. Den Mechanismus dieser Aufnahme haben wir schon bei einer früheren Gelegenheit (S. 756) kennen gelernt, so daß wir hier ohne Weiteres darüber hinweggehen können.

Bekanntermaßen giebt es aber auch Thiere ohne Leitungsapparate, solche, bei denen die Geschlechtsproducte sogleich nach ihrer Lösung in das Freie gerathen (Akalephen) und andere, bei denen dieselben ihre Bildungsstätte zunächst mit der Leibeshöhle vertauschen (Polypen, Neunaugen, Aale, weibliche Lachse). In den letzteren Fällen hat die Leibeshöhle begreiflicher Weise beständig einen Ausgang, durch den die Geschlechtsproducte entleert werden. Sonder Zweifel geschieht das wohl hauptsächlich durch die Zusammenziehungen der muskulösen äußeren Körperwände, hier und da auch vielleicht unter Beihülfe eines Flimmerepitheliums, wie es nicht selten in der Leibeshöhle vorkommt. So z. B. bei den Polypen, so auch bei den Lachsen, bei denen sich die Anwesenheit dieses Flimmerepitheliums sogar nur auf die weiblichen Individuen, die ausschließlich der Leitungsapparate entbehren, beschränkt (Vogt).

Auch bei den Thieren mit Eileitern und Samengängen sind es vorzugsweise Muskelkräfte, welche die Fortbewegung und Entleerung der Geschlechtsstoffe bewirken. Die Körperwände sind hierbei freilich nur in den wenigsten Fällen betheiligt, nur da, wo die Geschlechtsdrüsen durch eine ansehnliche

Digitized by Google

Größe sich auszeichnen, so daß der Druck von außen gehörig auf sie wirken [1]) kann (Frösche, Fische, Insecten u. a.); aber dafür sind die Leitungsapparate selbst ganz allgemein mit muskulösen Wandungen versehen. Bei den Fischen hat sogar die äußere Hülle des Eierstockes eine unverkennbare muskulöse Structur. Ueberdies ist die Innenfläche der Oviducte (bei den Fröschen und Knochenfischen auch die der sackförmigen Ovarien) sehr häufig — namentlich gilt dieses für die ganze Abtheilung der Wirbelthiere, auch für viele Wirbellose, die meisten Mollusken u. a. — mit einem Flimmerepithelium bekleidet, das bei der Fortbewegung der Eier gleichfalls nicht ohne Bedeutung sein möchte, wenn auch der Werth desselben für diese Zwecke voraussichtlich, je nach der Größe und Schwere der fortbewegenden Gebilde, mancherlei Unterschiede darbieten wird.

Die Contractilität der Leitungsorgane erstreckt sich gewöhnlich bis an ihre äußere Mündungsstelle. Nur bei den männlichen Säugethieren ist das Ende derselben, der Canalis urogenitalis (die sogenannte Urethra), in welche die Samenleiter sich einsenken, ohne die Fähigkeit zu selbstständigen Zusammenziehungen. Es bedarf hier noch einer anderweitigen Vorrichtung, um die Samenmasse auszutreiben, eines besonderen Muskelapparates (M. constrictor urethrae — bei dem Menschen mit dem M. bulbo-cavernosus —), der den sackförmig erweiterten Anfangstheil dieses Abschnittes umlagert, und in Verein mit den Dammmuskeln das Sperma, welches inzwischen in denselben ergossen ist, nach außen zu entleeren im Stande ist.

Für die späteren Schicksale der Zeugungsproducte ist es jedoch nur in den seltensten Fällen genügend, daß sie nach ihrer Lösung von den Keimdrüsen ohne Weiteres durch die Leitungsapparate nach außen entleert werden. Die Bildung, welche dieselben an ihrer Mutterstätte empfangen, ist in der Regel noch nicht vollkommen ausreichend. Die äußeren Verhältnisse der Befruchtung und Entwickelung machen sehr gewöhnlich noch gewisse besondere Voraussetzungen, denen in passender Weise durch eine fernere Ausstattung der Zeugungselemente entsprochen werden muß. So bedürfen die Eierstockseier bald noch eines anderweitigen Bildungsmateriales außer dem Dotter, bald einer schützenden mehr oder minder festen Hülle, bald eines Kittes zur Anheftung an fremden Gegenständen; so verlangen die Samenkörperchen zur Erleichterung des befruchtenden Contactes eine Beimischung von flüssigen oder geformten Stoffen, sie verlangen in anderen Fällen zur sicheren Uebertragung in die weiblichen Organe eine Umkapselung von mehr oder minder complicirt gebauten Schläuchen u. s. w.

Die Veränderungen der Zeugungsproducte, die diesen und anderweitigen ähnlichen Bedürfnissen entsprechen, geschehen nun mit wenigen Ausnahmen beständig im Inneren der Leitungsorgane, während des Durchtritts nach außen. Daher erklärt es sich denn auch, daß diese Gebilde nicht etwa bloß eine muskulöse Structur haben, wie sie für die mechanischen Zwecke der Fortbewegung ausreichen würde, sondern sehr gewöhnlich auch noch mit den

---

[1]) In solchen Fällen kommen hier mitunter auch noch anderweitige fremde Kräfte in Betracht. So drücken und reiben bekanntlich die Fische zur Laichzeit ihren ausgedehnten Leib an Steinen und Wasserpflanzen, um Eier und Sperma auszutreiben. Aehnlich wirkt bei den Fröschen der Druck der Vorderbeine, mit denen die Männchen den Leib der Weibchen umfassen. (Weibliche Frösche, die von den männlichen Individuen getrennt sind, behalten ihren Laich eine lange Zeit zurück, gehen darüber auch nicht selten zu Grunde.)

Digitized by

mannigfachsten Drüsenapparaten ausgestattet sind. In vielen Fällen (bei kleinen Thierformen, kleinen Eiern) genügt allerdings schon ein einfaches Drüsenepithelium, das die Muskelwände auskleidet, um diese Veränderungen einzuleiten, aber in anderen bedarf es dazu einer weiteren Entwickelung besonderer Organe, die bald, eingebettet in die Wandungen, über eine größere Fläche sich verbreiten, bald auch an gewissen Stellen zusammengehäuft als mehr oder minder ansehnliche Anhänge äußerlich an den Leitungsorganen hervortreten.

Auf solche Weise knüpfen die Thätigkeiten der Leitungsapparate gewissermaßen ergänzend und vollendend an die Leistungen der Keimdrüsen an. Während diese durch die Bildung der Zeugungselemente überhaupt den ersten und allgemeinsten Bedingungen der geschlechtlichen Fortpflanzung genügen, sind es jene, welche dieselben durch weitere Veränderungen der verschiedensten An den jedesmaligen äußeren Verhältnissen im Speciellen anpassen.

a. Veränderungen der Eierstockseier auf ihrem Wege nach außen.

Die häufigste Veränderung, die mit den Eiern bei dem Durchtritte durch den Eileiter vor sich geht, ist die Umlagerung mit Eiweiß (albumen). Was wir mit diesem Namen benennen, ist eine Masse, die bei den einzelnen Thierformen allerdings mancherlei physikalische und gewiß auch chemische Verschiedenheiten darbietet, aber doch wohl wesentlich, nach den Grundzügen ihrer Bildung, in allen Fällen übereinstimmen möchte. In der Regel ist das Eiweiß eine fadenziehende, kleberige Flüssigkeit von gallertartiger Consistenz, die im Umkreis des Eierstockeies hofartig eine mehr oder minder dicke Schicht bildet. So z. B. bei fast allen eierlegenden Wirbelthieren (mit Ausschluß der Eidechsen und Schlangen), den meisten Mollusken, einigen Insecten, Würmern u. a. In dieser Form erscheint es nach seiner physiologischen Bedeutung vornämlich als ein Supplement des Dotters, als Bildungs- und Nahrungsmaterial für den Embryo, wie man schon daraus entnehmen kann, daß es während der Entwickelung allmälig an Masse immer mehr und mehr abnimmt [1]). Was davon vielleicht noch übrig bleibt, dient in der Regel den ausgeschlüpften Thieren zur ersten Nahrung.

Unter solchen Umständen zeigt denn auch die Menge des Eiweißes bei den einzelnen Thierformen begreiflicher Weise die bedeutendsten Schwankungen. Es giebt Eier ohne alles Eiweiß und andere mit großem Eiweißgehalt, je nachdem die embryonalen Bedürfnisse durch das Bildungsmaterial im Dotter bereits befriedigt sind oder nicht. Zu den Eiern ohne Eiweiß gehören auch die der meisten Viviparen, gleichviel, ob der Dottergehalt der-

---

[1]) Im frischen Hühnerei beträgt die Menge des Eiweißes etwa 57 Proc. Von dieser Menge ist nach vollendeter Entwickelung nur etwa noch 1,5 Proc. übrig (mit den embryonalen Häuten etwa 3 Proc.), während dafür das Gewicht des Küchleins — der ursprüngliche Dotter hält etwa 32 Proc. — bis auf 72 Proc. gestiegen ist. (Prout.) Noch weit beträchtlicher ist, nach der auffallenden Größenzunahme des Dotters (Embryo) zu urtheilen, der Antheil, den das Eiweiß der Molluskeneier u. s. w. an der Entwickelung nimmt. (Desor macht deshalb den Vorschlag, das Eiweiß dieser Thiere mit dem besonderen Namen Biogen zu bezeichnen; allein dazu möchten wir wohl nicht eher berechtigt sein, als bis die Chemie die etwaigen besonderen Eigenthümlichkeiten desselben außer Zweifel gestellt hat.)

Digitized by Google

ſelben groß, ob er gering ſei. Bei der Möglichkeit einer fortdauernden Nahrungszufuhr bedarf es hier keiner Ausſtattung, die doch im Grunde genommen nur einem etwaigen ſpäteren Mangel vorzubeugen hat. Ebenſo verhält es ſich bei denjenigen Thieren, bei denen die Eier eine längere Zeit in den Leitungsapparaten verweilen, bis der Embryo bereits eine ganz anſehnliche Entwickelung erreicht hat. Man kann ſich leicht überzeugen, daß das Ei ſolcher Thiere (Eidechſen, Schlangen) während des Aufenthaltes in den Ovidueten beträchtlich an Gewicht zunimmt, wenn auch natürlich nicht in demſelben Maße, wie bei den Viviparen. Was ſonſt als Eiweiß im Umkreis der Dotterhaut ſich ablagerte, dringt in dieſen Fällen durch dieſelbe hindurch in das Innere.

In der Regel hat das Eiweiß im Umkreis des Eierſtockeies eine einfache, homogene Beſchaffenheit. Nur bei den Vögeln [1]) beſteht es aus zahlreichen über einander gelegenen Schichten von verſchiedener Conſiſtenz, die ſich durch Lufteinblaſen theilweiſe trennen, ja ſogar (nach Coſte) bei vorſichtiger Behandlung in Form eines zuſammenhängenden Bandes abrollen laſſen.

Die Conſiſtenz dieſer Schichten nimmt von außen nach innen zu. Während die äußerſte ſo dünnflüſſig iſt, daß ſie bekanntlich beim Anbohren der Schale gewöhnlich abfließt, erſcheint die innerſte faſt von einer membranöſen Beſchaffenheit und von opaker Färbung. Sie bildet die ſogenannte Hagelhaut (membrana chalazifera), die zunächſt auf der Dotterhaut aufliegt und an den beiden Polen des Eies ſich über dieſelbe hinaus in Form eines ſpiralig zuſammengedrehten Stranges, der ſogenannten Hagelſchnur (chalazae), noch fortſetzt. Die Spirale beider Chalazen hat beſtändig eine entgegengeſetzte Richtung, obgleich dieſe Gebilde ſonſt nach Form und Entwickelung außerordentlich wechſeln. Man betrachtet die Chalazen gewöhnlich als einen elaſtiſchen Apparat, der die Dotterkugel, die wegen ihrer ſpecifiſchen Leichtigkeit in dem Eiweiß emporſteigt, ſo viel nach abwärts zieht, daß ihre Oberfläche nicht hervortaucht, ſondern beſtändig noch von einer dickeren Eiweißſchicht bedeckt bleibt. Und in der That iſt es auch ſehr wahrſcheinlich, daß die Anweſenheit dieſer Stränge eine ſolche Wirkung ausübt. Freilich ſind die Vögel die einzigen Thiere, bei denen dieſe Bildung vorkommt, aber ſie ſind auch vielleicht diejenigen, bei denen das Eiweiß wegen ſeiner dünnflüſſigen Beſchaffenheit [2]) dem aufſteigenden Dotter den geringſten Widerſtand entgegenſetzt. Bei den Schildkröten, deren Eier ſonſt den Vogeleiern ſo ähnlich ſind, hat das ganze Eiweiß eine ſolche Conſiſtenz, daß der Dotter ſchon deshalb nur wenig aus dem Mittelpunkte emporſteigen kann (Coſte).

Was wir hier über die mechaniſche Bedeutung der Chalazen bemerkt haben, gilt übrigens zunächſt nur für das unbebrütete Ei. Während des Brütens gehen die Chalazen, geht überhaupt auch die Schichtung des Eies verloren, ſei es nun, weil ſich das ſpiralig zuſammengerollte Eiweiß allmälig rückwärts zu einem offenen Bande abrollt (Meckel), oder weil die einzelnen Schichten durch innige Verklebung zu einer homogenen Maſſe zuſammenfließen. Während der Bebrütung ſteigt aber auch der Dotter bekanntlich bis dicht unter die Eiſchale empor, unſtreitig wohl deshalb, weil die chemiſchen Proceſſe der Entwickelung eine directere Wechſelwirkung mit der umgebenden

---

[1]) Ueber das Vogelei vgl. man namentlich v. Baer, Entwickelungsgeſchichte. Th. II. S. 10 ff.; Coſte l. c. p. 270 ff.; H. Meckel in der Zeitſchrift für wiſſenſchaftl. Zool. III. S. 429.

[2]) Das Eiweiß der Hühnereier enthält faſt 80 Proc. Waſſer.

Digitized by Google

Atmosphäre voraussetzen. Wenn man mittelst eines Fadens, den man durch das Eiweiß hindurchzieht, den Dotter am Aufsteigen hindert, so stirbt der Embryo beständig auf einer frühen Entwickelungsstufe ab.

Die spiralige Bildung des Eiweißes und namentlich der Chalazen im Vogelei erklärt sich aus dem Umstande, daß der Dotter in schraubenförmiger Bewegung durch den Eileiter hinabsteigt. Ob dieses auch bei den übrigen Thieren geschieht, wissen wir nicht. Jedenfalls berechtigt uns aber die homogene Beschaffenheit des Eiweißes an sich noch nicht zu der Annahme, daß die Art der Fortbewegung hier eine andere sei.

Das Eiweiß des Vogeleies (auch des Eies bei den Schildkröten und Batrachiern) ist das Product von zahlreichen kleinen schlauchförmigen Drüschen, die senkrecht neben einander stehen und in die Wand des Eileiters eingelagert sind. Es entsteht nach Art vieler anderer Secrete durch Auflösung der körnigen Drüsenzellen und hat selbst im Anfang eine feinkörnige Beschaffenheit (so nach H. Meckel, dessen Angabe ich bestätigen kann). Beim Eintritt des Dotters in den Oviduct scheint nun aus dem Secrete dieser Drüsen schnell eine zusammenhängende Schicht gebildet zu werden, die röhrenförmig auf der Schleimhaut des Oviductes aufliegt und von dem schraubenförmig durchtretenden Dotter, wie der Schnee von einer rollenden Lavine, bandförmig abgewickelt wird. Aus der verschiedenen Consistenz der späteren Eiweißschichten dürfen wir auf eine primitive Verschiedenheit des abgesonderten Eiweißes zurückschließen. In den oberen Theilen des Oviductes wird es eine festere Beschaffenheit haben, es wird sich hier vielleicht schon vor dem Eintreten des Eies zu einer membranösen Masse, der späteren Chalazenhaut, verdicken, von da aber allmälig immer dünnflüssiger werden.

Nach aller Wahrscheinlichkeit ist der Proceß der Absonderung und Umbildung des Eiweißes in allen übrigen Fällen derselbe. Die einzigen Verschiedenheiten, die wir bis jetzt kennen, beziehen sich auf die anatomische Entwickelung der secernirenden Drüsenfläche, die sich bald auf einen bestimmten kleineren Raum beschränkt (bei den Cephalopoden und Gasteropoden) und dann schon äußerlich an dem Oviducte sich in Form einer mehr oder minder großen Anschwellung, der sogenannten Eiweißdrüse, kundgiebt, bald auch ganz einfach von dem Epithelium des Oviductes vertreten wird (bei dem Kaninchen, den Knochenfischen? und vielen Wirbellosen).

Mit den Beziehungen des Eiweißes zu den embryonalen Bedürfnissen, die wir oben hervorgehoben haben, ist aber noch nicht die ganze physiologische Bedeutung dieser Umhüllung erschöpft. Das Eiweiß, das nach allen Seiten hin den Dotter umgiebt, ist auch begreiflicher Weise ein Schutzapparat, bald mehr, bald weniger, je nach den äußeren Umständen. Es schließt sich in dieser Hinsicht an die eigentlichen Eihäute an und ist sogar im Stande, dieselben zu ersetzen. So wissen wir z. B., daß bei dem Kaninchen die Dotterhaut nach der Ablagerung des Eiweißes schwindet (Bischoff). Dasselbe geschieht bei sehr vielen Gasteropoden, bei Actaeon (Vogt), Buccinum und Purpura (Korén und Danielsen), Paludina (Leydig), Lymnaeus und Planorbis (Rathke).

Noch unverkennbarer ist diese Beziehung des Eiweißes zum Schutzbedürfniß des Eies in denjenigen Fällen, in denen dasselbe nach der Entleerung oder schon vorher in den Oviducten zu einer festen und häutigen Hülle verhärtet, in eine Art Chorion sich umbildet, welches sich von dem eigentlichen Chorion im Wesentlichen nur durch die Verschiedenheit der Bildungsstätte unterscheidet. So ist es z. B. bei der Geburtshelferkröte, bei den Krebsen,

Digitized by Google

den Nematoden. Schon bei vielen Knochenfischen, den Cephalopoden u. a. zeichnet sich das Eiweiß durch eine feste, fast lederartige Beschaffenheit aus. Daß wir es hier aber wirklich nur mit einer anderen Form des Eiweißes zu thun haben, geht nicht bloß aus der Existenz solcher Uebergangsformen hervor, sondern namentlich auch daraus, daß die spätere feste Eihülle mitunter, z. B. bei der Geburtshelferkröte, in der ersten Zeit dieselbe gallertartige Beschaffenheit hat, wie etwa bei dem Frosch, auch durch einen ganz ähnlichen Drüsenapparat in den Oviducten abgesondert wird. Bei dem Aufenthalte an der Luft muß diese Masse aber natürlich schnell austrocknen und erhärten. Nur im Wasser kann das Eiweiß seinen flüssigen Zustand behalten, es müßte denn sein, daß die Verdunstung durch anderweitige Einrichtungen (durch die Anwesenheit einer Schale) bedeutend beschränkt wäre.

Gelegentlich dient diese Eiweißhülle, wenn sie die einzige Umlagerung des Dotters darstellt, bei Land- und Wasserthieren auch zur Befestigung des Eies an fremden Gegenständen, an Pflanzen und Steinen (unter den Wirbelthieren z. B. bei den Tritonen und vielen Fischen), an Thieren und selbst (bei den zehnfüßigen und anderen Krebsen, bei der Geburtshelferkröte u. s. w.) an gewissen Theilen des mütterlichen Körpers. Auch der dünne klebrige Ueberzug, mit dem die weiblichen Schmetterlinge und viele andere Insecten ihre Eier an Blätter, Zweige u. s. w. anleimen, ist wohl nichts Anderes als eine dünne Eiweißschicht, die an der Luft vertrocknet.

Aber nicht in allen Fällen bleibt diese Eiweißschicht die einzige Umhüllung. Bei den Vögeln und beschuppten Amphibien, bei den Rochen und Haien, den meisten Gasteropoden, den Nemertinen, den Bandwürmern u. a. entsteht nach der Umbildung des Eiweißes eine neue Ablagerung, die sogenannte Schalenhaut (membrana testae), eine mehr oder minder feste, elastische oder starre Hülle, die ihrer wesentlichen Bedeutung nach ein Schutzorgan darstellt. Am festesten ist diese Schalenhaut bei den Vögeln (besonders den größeren Arten), die bekanntlich ihre Eier nicht bloß auf einer harten Unterlage ablegen, sondern auch bebrüten[1]), sodann bei den Schildkröten, den Eidechsen und Landschnecken, die sie in Sand und Erde vergraben u. s. w. Die Eier der viviparen Arten sind dagegen in der Regel ohne alle Schalenhaut. Namentlich gilt dieses für die wirbellosen Thiere, selbst dann, wenn dieselben etwa, wie es bisweilen vorkommt (z. B. bei Mesostomum Ehrenbergii, vgl. Leuckart, im Archiv für Naturgesch. 1852. I.), zu anderen Zeiten Eier mit einer äußeren Schale ablegen. Die größeren Eier der viviparen Schlangen, Eidechsen und Knorpelfische besitzen allerdings eine Schalenhaut, aber eine sehr zarte und dünne, die sich überdies in manchen Fällen (bei einigen Haien, vgl. Leydig, Beiträge u. s. w. S. 91) nur auf die erste Zeit der Trächtigkeit beschränkt und später, wenn das Ei an Größe zugenommen hat, nach außen entfernt wird. Am augenscheinlichsten ist übrigens die Beziehung der Schalenhaut zu dem Schutzbedürfniß der Eier vielleicht bei einigen niederen Thieren (aus der Gruppe der Bryozoen und Räderthiere), bei denen nach van Beneden, Leydig und Weiße nur die sogenannten Wintereier, die erst im nächsten Frühjahr ausschlüpfen, eine Schale tragen, während die Sommereier derselben entbehren.

---

[1]) Leipoa ocellata, ein australischer Vogel, der seine Eier, statt sie zu bebrüten, in Haufen von Vegetabilien und Sand verscharrt, legt Eier mit einer außerordentlich dünnen und zerbrechlichen Schale. (Froriep's Tagesbericht. 1842. Nr. 460.)

Digitized by Google

Die Festigkeit der Schalenhaut wird bald durch eine Art Verhornung, bald aber auch durch Einlagerung von kohlensauren Kalksalzen erzielt. Die letzteren bilden dann gewöhnlich (namentlich bei den Eiern der Vögel [1]) und Schildkröten) eine äußere, mehr oder minder zusammenhängende Schicht auf der Schleimhaut, die sogenannte Kalkschale (testa). Ein Theil dieser Kalksalze, die übrigens auch in den hornigen Eischalen der Knorpelfische Bandwürmer u. s. w. keineswegs vollständig fehlen, wird während der Entwickelung allmälig zur Bildung der Knochen, Gehäuse u. s. w. verbraucht, — es ist eine bekannte Erfahrung, daß die Schale der bebrüteten Vogeleier allmälig sehr brüchig wird [2]) —, der größere Theil aber bleibt zurück. Er ist es, dessen Anwesenheit sich ausschließlich durch das Schutzbedürfniß des Eies rechtfertigen läßt.

Bei den wirbellosen Thieren besteht die Schalenhaut histologisch aus einer structurlosen, höchstens etwas körnigen Masse. Bei den Wirbelthieren, deren Eier schon wegen ihrer Größe eine derbere Umhüllung bedürfen, ist es dagegen nur die Grundsubstanz der Schalenhaut, die eine solche Beschaffenheit hat. In dieselbe eingebettet finden sich hier noch zahlreiche breitere und schmälere Fasern von eigenthümlichem glashellen Aussehen und geschlängeltem Verlauf, die in vielfachen Schichten verfilzt über einander liegen (vgl. Rathke, Entwickelungsgeschichte der Natter S. 3). Am schönsten sehe ich dieselben in den (fast kalklosen) Eischalen von Agama, wo sie außerordentlich breit, unverästelt und im höchsten Grade elastisch sind. Ueberhaupt scheinen dieselben im Allgemeinen um so mehr entwickelt zu sein, als die eigentliche Kalkschale an Ausbildung zurücktritt.

Wie das Aussehen, so ist auch die chemische Beschaffenheit dieser Fasern eigenthümlich. Sie bleiben bei vieltägigem Maceriren in kaustischem Kali, selbst bei längerem Kochen unverändert (Agama, Coluber, Rhea), lösen sich aber leicht in kochender Schwefelsäure — kurz zeigen die Reactionen des Chitins, eines Körpers, der bei den Wirbellosen sehr weit verbreitet ist, bei den Wirbelthieren dagegen bis jetzt noch vermißt wurde.

Ueber die Bildung der Eischale wissen wir bis jetzt nur wenig, doch scheint es, daß sie eine ähnliche Entstehung habe, wie das Eiweiß. Die Schalenhautfasern sind wohl nur das Secret besonderer Drüsen, das bei dem Hervortreten aus der Drüsenöffnung erstarrt, wie das Secret der Spinndrüse bei den Araneen und Insectenlarven. Bei den Knorpelfischen ist es die sogenannte Eileiterdrüse, welche die Schalenhaut absondert, wie man schon daraus entnehmen kann, daß ihre Größe und Entwickelung in allen Fällen der Stärke der Schalenhaut entspricht. Meckel hat freilich in neuerer Zeit die Vermuthung ausgesprochen, daß die Schalenhaut des Vogeleies nach Art der Decidua durch Ablösung der inneren Schleimhaut entstehe, indessen scheint es mir, daß diese Ansicht mit dem vorhin erwähnten chemischen Befunde sich unmöglich vereinigen läßt. An Eiern, deren Kalkschale man durch längere Maceration in Salzsäure entfernt hat, läßt sich bei den Vö-

---

[1]) Der Reichthum der Schale an Kalksalzen ist bei den Vögeln sehr ansehnlich. Nach Prout enthält die Schale des Hühnereies 97 Proc. kohlensauren Kalk, 1 Proc. phosphorsauren Kalk und nur 2 Proc. organische Substanz.

[2]) Nach den Beobachtungen von Prévost und Morin (Journ. de pharmacie et de chimie. 1846. Avr.) ist der Unterschied in dem Kalkgehalte der Schale vor und nach der Bebrütung indessen nicht so groß, als man gewöhnlich vermuthet.

Digitized by Google

geln die Schalenhaut vollständig in Form eines spiraligen, von dem einen Pole bis zum anderen hinlaufenden Bandes abwickeln (Meckel). Es ist das wohl ein hinreichender Beweis, daß auch während der Absonderung der Schalenhaut die schraubenförmige Drehung des Eies noch fortgewährt hat [1]).

Der Kalk, der der Schalenhaut ferner noch hinzugefügt wird, ist das Absonderungsproduct besonderer, am unteren Ende des Eileiters angebrachter Drüsen, die sich bei den Vögeln schon äußerlich durch eine zusammengesetztere verzweigte Bildung von den Eiweißdrüsen unterscheiden. Die Secretzellen dieser Drüsen enthalten eine Art Kalkmilch, zahlreiche in einer Flüssigkeit suspendirte Kalkmolekule, die durch Auflösung der Zellen frei werden und auf der Außenfläche der Schalenhaut sich in Form von mikroskopischen Krystallen zusammengruppiren. Die Kalkdrüsen der Landschnecken sind vielleicht die beiden ansehnlichen, meist handförmig verästelten sogenannten Glandulae mucosae, die hinter der äußeren Geschlechtsöffnung vorkommen.

Die Farben, die bekanntlich die Kalkschale der meisten Vögel und auch einiger Eidechsen, z. B. des Tequixin, so auffallend auszeichnen und (vgl. Gloger, Verhandl. der Gesellsch. naturforsch. Freunde in Berlin 1829. S. 332) zu den äußeren Verhältnissen des jedesmaligen Vorkommens eine unverkennbare teleologische Beziehung haben, werden nach den Beobachtungen von Carus (Erläuterungstafeln Hft. III. S. 22) gleichfalls schon im Eileiter, vor dem Uebertritte in die Kloake angelegt. Nach ihrer Genese scheinen sie doppelter Art zu sein. Die einen, die der ganzen Fläche der Kalkschale ein uniformes Aussehen geben, rühren wahrscheinlich von gewissen specifischen Pigmenten her, die dem abgesonderten Kalke sich beimischen, die anderen dagegen, die gewöhnlich als Flecken oder verästelte Linien auftreten, von einem mehr oder minder veränderten Blutfarbestoff, der durch die angeschwollenen Gefäße des Oviductes hindurchtritt und auf der Oberfläche der Eier sich abdrückt. In den ersten Fällen ist es die grüne [2]), in den anderen die rothe Farbe mit ihren mannigfachen Nuancen, die vor allen übrigen vorherrscht.

Bei dem Wasserreichthume des Eiweißes ist es eine physikalische Nothwendigkeit, daß ein Theil dieses Wassers allmälig durch die Schale hindurch verdunstet, sobald die Atmosphäre, welche die Eier umgiebt, einen geringeren Wassergehalt hat. So ist es namentlich mit den Vogeleiern, die bekanntlich in allen Fällen dem unmittelbaren Contacte unserer Luft ausgesetzt sind. Da nun aber die Schale dieser Eier durchaus starr und unnachgiebig ist, so muß sich unter derselben allmälig [3]) ein Luftraum bilden, der an Größe und Ausdehnung mit der Zeit beständig zunimmt. Dieser Luftraum befindet sich immer in dem stumpferen Pole des Eies zwischen zweien aus einander wei-

---

[1]) Die Hornschale der Plagiostomen besteht vorzugsweise aus parallelen Fasern, die von dem einen Pole des Eies nach dem anderen hinablaufen. Man würde daraus wohl erschließen dürfen, daß das Ei dieser Thiere in unveränderter Richtung wenigstens durch denjenigen Theil des Oviductes hindurchtritt, der die Schalenhaut absondert.

[2]) Es ist eine interessante Erscheinung, daß auch das reifere Säugethierei in manchen Fällen (bei den Raubthieren) durch ein besonderes grünes Pigment gefärbt wird. Vgl. Bischoff, Entwickelungsgesch. des Hundeeies S. 106.

[3]) Durch die Beobachtungen und Experimente von Coste (l. c. p. 305) ist es als erwiesen anzusehen, daß dieser Luftraum anfangs fehlt und nur durch den Eintritt der atmosphärischen Luft entsteht.

Digitized by Google

chenden Schichten der Schalenhaut, an derselben Stelle, die späterhin aus räumlichen Gründen von dem Kopfe des jungen Embryo eingenommen wird. Während der Bebrütung wächst dieser Luftraum sehr bedeutend, theils weil die Verdunstung durch die Brütwärme gesteigert, theils auch weil das Eiweiß allmälig in feste Form übergeführt wird, wobei voraussichtlich das Volumen sich verringert. Sein Inhalt dient dann dazu, das erste Athmen [1]) zu vermitteln (ich fand bei einem Küchlein, das am 20sten Tage der Bebrütung durch Uebergießen mit heißem Wasser getödtet ward, die Lungen mit Luft gefüllt). Die Eier der übrigen Thiere werden unter Umständen aufbewahrt (in der feuchten Erde, Wasser u. s. w.), in denen die Bildung dieses Luftraumes in der Regel nicht eintreten wird. Setzt man sie aber, wie die Vogeleier, dem Contact der Luft aus, so tritt dieselbe Erscheinung ein. Das Eiweiß verdunstet. Wo die Schalenhaut nun nachgiebig ist (bei den Eiern der Schnecken, Eidechsen und Schlangen), da fällt sie zusammen und nimmt eine runzlige Beschaffenheit an. Wo sie aber nach Art der Kalkschale bei den Vogeleiern starr ist, bei den Schildkröten, da bildet sich gleichfalls ein Luftraum im Inneren, der aber hier nicht besonders, wie in den Vogeleiern, vorgesehen ist und unter der Schalenhaut je nach der Lage des Eies einen wandelbaren Sitz hat (Rathke).

Bei den meisten Thieren gilt es als Regel, daß ein jedes Eierstockei auf seinem Wege nach außen einzeln von Eiweiß und Schalenhaut umhüllt werde. Das Vogelei enthält bekanntlich nur einen Dotter und so ist es auch bei den Eiern der Amphibien und Fische, der Cephalopoden, Landschnecken u. s. w. Indessen finden sich mitunter auch Ausnahmen. Hier und da trifft man zwei Dotter in einem Ei. Es giebt sogar Hennen, ich selbst kannte eine solche, die ziemlich oft, wenigstens mehrmals im Jahre, derartige sogenannte Doppeleier legen. Bei den Haifischen hat Leydig ein solches Doppelei beobachtet. Viel häufiger sind die Eier mit mehrfachem Dotter schon bei den einheimischen Gasteropoden, namentlich den Wasserschnecken, Lymnaeus, Planorbis u. a. Eier mit zwei Dottern gehören hier eben nicht zu den Seltenheiten, man findet deren fast in jedem Eischlauche. Daneben kommen sogar Eier mit 4 — 6 — 8 — 10 Dottern [2]) vor, wenngleich viel seltener. Was aber hier immer noch als eine Ausnahme betrachtet werden muß, ist in anderen Fällen die Regel. Es giebt zahlreiche Seeschnecken, namentlich aus der Gruppe der sogenannten Nacktkiemer, bei denen fast jedes Ei eine größere Menge von Dottern einschließt, bei denen also mehrere Eierstockseier im Oviduct von einer gemeinschaftlichen Schalenhaut umschlossen werden. In den Eiern von Aplysia zählte van Beneden mitunter an funfzig Dotter. Aehnlich verhält es sich auch mit manchen Würmern, namentlich den Nemertinen, deren Eier in wechselnder Anzahl 1 — 20 Dotter enthalten (Desor, M. Schultze).

Wenn die Eier eines Thieres nicht einzeln nach einander, sondern in Menge auf einem Male abgelegt werden, dann bilden dieselben häufig größere oder kleinere zusammenhängende Massen, Haufen, Schnüre, Bänder, Flaschen u. s. w. zum Theil von den wunderlichsten und regelmäßigsten For-

---

[1]) Im Anfang enthält dieser Luftraum eine reine atmosphärische Luft. Später verschwindet allmälig der Sauerstoff. Er wird durch Kohlensäure vertreten. Vgl. Paris in Meckel's deutschem Archiv. I. S. 312.

[2]) Warneck (Bullet. de la Soc. imp. de Moscou. 1850. I. p. 109) will einmal sogar 70 Dotter in dem Ei eines Lymnaeus gezählt haben.

Digitized by Google

men (vgl. u. a. Lund, Froriep's Not. Bd. XLI. S. 7 und d'Orbigny, Annal. des scienc. natur. II. Sér. T. XVII. p. 117, für die Mollusken; Kirby und Spence, Entomolog. III. S. 73, für die Insecten), die sich in den meisten Fällen teleologisch wohl leichter als physiologisch erklären lassen möchten. Schon bei den Fröschen, den Kröten und Knochenfischen können wir die Bildung solcher zusammenhängenden Eimassen beobachten. In diesen Fällen ist es die Eiweißhülle der Eier, durch welche der Zusammenhang vermittelt wird. Das Eiweiß des einen Eies klebt an dem des anderen oder geht auch ohne alle Grenzen in dasselbe über. Ebenso verhält es sich mit den schalenlosen Eiern mancher niederen Thiere, mit den Eiern der Sepien, der Mücken und anderer Insecten, die in das Wasser abgelegt werden. In der Regel ist indessen die Bildung dieser Eihaufen complicirter. Ein jeder Haufen wird von einer besonderen äußeren Hülle umgeben[1]), er wird zu einem sogenannten Eierschlauch (ovitheca), der dann entweder einzeln abgelegt oder (wie bei Loligo, Buccinum und anderen Seeschnecken) mit anderen Eierschläuchen zu einer gemeinsamen traubigen Masse vereinigt wird.

Der Inhalt eines Eierschlauches richtet sich natürlich nach der jedesmaligen Bildung der Eier. Bald besteht er aus vollständigen Eiern mit Eiweiß und Eischale, wie z. B. bei unseren Teichhornschnecken, den Nacktkiemern, Nemertinen, Cyclops, Lernaea u. a., bald bloß aus einzelnen, in einem gemeinschaftlichen Eiweiß suspendirten Dottern, wie z. B. bei Buccinum, Purpura, bei den Blutegeln, Regenwürmern u. a. — in solchen Fällen nicht etwa mit einem einfachen, mehrere Dotter enthaltenden Ei zu verwechseln —, bald endlich aus Eiern, die durch eine mehr oder minder dicke und feste Eiweißschicht in ihrer Lage erhalten werden, wie bei Loligo und manchen Insecten (namentlich aus der Gruppe der Orthopteren, z. B. Blatta, Mantis, Phasma, Phryganea, auch Hydrophilus), oder selbst lose, wie bei den Spinnen, neben einander verpackt sind. Durch diese letzteren Formen bilden die Eierschläuche dann in unverkennbarer Weise allmälig den Uebergang zu den mannigfachen Nestbauten bei Insecten und Vögeln.

Das Material, aus dem diese Eischläuche bestehen, zeigt die größten Verschiedenheiten. Es ist in vielen Fällen ein zähflüssiger oder lederartig verdichteter Schleim, der von dem Eiweiß chemisch verschieden ist, in anderen eine hornartige, zum Theil (bei den Blutegeln, Purpura, Buccinum) aus Chitin bestehende Kapsel, in noch anderen endlich ein förmliches, aus festen Fäden gewebtes Gespinnst. Ueber die Absonderung desselben wissen wir im Ganzen nur wenig. Kaum daß wir mit leidlicher Sicherheit die Lagerung und Form der Drüsen kennen, in denen es bereitet wird. Bei den Insecten, auch einigen Gasteropoden, erscheinen diese als äußere Anhänge an dem unteren Ende der Leitungsapparate, zum Theil von sehr ansehnlicher Größe. In der Regel sind sie jedoch ohne Zusammenhang mit den Genitalien, wenngleich wohl meistens in der Nähe derselben gelagert. Bei den Spinnen sind sie die bekannten Spinndrüsen, deren Material auch sonst noch vielfach verwendet wird, bei den Blutegeln, Nemertinen (und Regenwürmern ?) besondere Hautdrüsen, die neben den Geschlechtsöffnungen eine längere oder kürzere gürtelförmige Masse bilden. In den letzteren Fällen sondern diese Drüsen schon vor dem Eierlegen ihr Secret ab. Es erstarrt im Umkreise

[1]) Hier und da wird diese Hülle auch durch die beim Eierlegen sich abstreifende Körperhaut ersetzt, wie z. B. bei Daphnoiden (ephippium).

Digitized by Google

des Leibes zu einer röhren- oder gürtelförmigen Masse, in welche sodann die Eier deponirt werden. Ist dieses geschehen, so zieht der Wurm seinen Körper aus der Röhre hervor, die Oeffnungen schließen sich und der Eischlauch ist fertig. In anderen Fällen wird der Eischlauch aber auch schon im Inneren der Leitungsapparate gebildet (Blatta, Lymnaeus) oder erst später über die bereits gelegten Eier gewissermaßen modellirt.

Die Schicksale dieser Eischläuche sind im Wesentlichen dieselben, wie die der Eier. Sie werden bald ohne Weiteres in das Wasser abgelegt, bald an fremden Gegenständen der mannigfachsten Art befestigt oder selbst von den Eltern bis zum Ausschlüpfen der Jungen mit umhergetragen.

b) Veränderungen der Samenelemente auf ihrem Wege nach außen.

Nur bei den wenigsten Thieren wird das Sperma in seiner ursprünglichen Form, wie es aus den Keimdrüsen hervorgegangen ist, nach außen entleert. In der Regel werden ihm bei seinem Aufenthalt in den Leitungsapparaten und auch noch später bei der Ejaculation verschiedene andere Substanzen beigemischt, theils Flüssigkeiten, theils auch körperliche Elemente der verschiedensten Art. In dem ausgeworfenen Samen findet man Fetttröpfchen und eigenthümliche eiweißartige Körperchen, man findet größere und kleinere Körnchen von differentem Aussehen und selbst mitunter zähe gallertartig erhärtete Massen. Bei diesem Thiere herrscht die eine Bildung, bei jenem die andere vor, ohne daß wir es bis jetzt verständen, diese Verschiedenheiten hinlänglich zu erklären. Nur so viel ist gewiß, daß alle diese Beimischungen von keinerlei wesentlicher Bedeutung sind. Das reife Sperma aus dem Hoden hat, wie die künstlichen Befruchtungsversuche lehren, denselben Einfluß auf die Eier, wie dasjenige, welches bei der Begattung auf natürlichem Wege entleert wird. Die Beimischungen haben, wie es scheint, nur eine Beziehung zu der Ueberführung des Sperma in die weiblichen Theile[1]); sie dienen namentlich dazu, die Menge des Entleerten zu vergrößern, ein Menstruum zu bilden, in dem die Bewegungen der Samenfäden sich gehörig entfalten können. Das Letztere gilt natürlich vorzugsweise für die beigemischten Flüssigkeiten. Wo die Samenelemente bewegungslos sind, wie bei den Nematoden, da wird denselben auch keine Flüssigkeit hinzugefügt. Ebenso ist bei denjenigen Thieren, die ihren Samen ohne alle Begattung in das Wasser entleeren, die Menge solcher Beimischungen im höchsten Grade beschränkt. (Es sind hier durch die äußeren Verhältnisse des Contactes alle jene Motive hinweggefallen, die in anderen Fällen die Vergrößerung der ejaculirten Masse, die Bildung eines Menstruums für die Bewegungen der Samenkörperchen wünschenswerth erscheinen lassen). Am reichhaltigsten sind diese Beimischungen dagegen bei den Thieren mit einer innerlichen Begattung, bei den höheren Wirbelthieren, den Insecten und Gasteropoden, bei denen man auch beständig an den männlichen Leitungs-

[1]) Sehr überzeugend sprechen hierfür die Insecten. Die Substanzen, die dem Sperma beigemischt werden, bleiben nach der Begattung in der Scheide der weiblichen Thiere, während die Samenfäden in die sogenannte Samentasche hineintreten und von hier aus zu einer Zeit, in der der Inhalt der Scheide meist schon völlig wieder verloren gegangen ist, die vorbeitretenden Eier befruchten. Vgl. Stein, a. a. O.

Digitized by Google

organen besondere Drüsenapparate zur Abscheidung derselben antrifft. Sie sind theils, wie die Eiweißdrüsen der weiblichen Organe, äußere Anhänge der mannigfaltigsten Art, theils eingebettet in die Wandungen, theils auch von einer einfachen epithelialartigen Drüsenzellenschicht vertreten [1]). Ein Blick auf die inneren männlichen Organe eines Säugethieres ist hinreichend, uns den Reichthum und die Mächtigkeit dieses Drüsenapparates vorzuführen. Außer den kleinen in die unteren Enden der Samenleiter (die sogenannten Ductus excretorii) eingebetteten Schlauchdrüsen finden wir hier (vgl. namentlich Leydig, Ztschr. für wissenschaftl. Zoologie II. S. 1) die — fälschlich — sogenannten Samenblasen mit der Prostata und dem Weber'schen Organe, weiter unten die sogenannten Cowper'schen Drüsen — alles Apparate, die ihren Inhalt der Samenmasse hinzufügen. Aehnlich verhält es sich bei den Insecten und höheren Mollusken. Allerdings giebt es umgekehrt auch Thiere, bei denen trotz einer Begattung diese Ausrüstungen zum großen Theile fehlen, aber das beweist eben wohl nur, daß diese Gebilde ohne Nachtheil hinwegfallen können. So ist es z. B. bei den Vögeln, bei denen das Princip der Sparsamkeit, das aus der Eigenthümlichkeit ihrer Lebensweise nothwendig hervorging, die Ausrüstung des Körpers nur auf die unentbehrlichsten Gebilde beschränkt hat.

Die Secrete dieser accessorischen Drüsen kennen wir bis jetzt leider noch viel zu wenig, als daß wir über die specielleren Beziehungen derselben, über die mannigfachen Nebenleistungen, die ihnen gelegentlich übertragen sein möchten, ein Weiteres mittheilen könnten. Kaum, daß dieselben bei dem Menschen nach ihren oberflächlichsten physikalischen Eigenschaften bekannt sind.

Wir haben schon oben erwähnt, daß ein Theil dieser Secrete erst im Augenblicke der Entleerung dem Sperma hinzugemischt wird. Es gilt das freilich vielleicht nur für die Säugethiere, hier aber von allen denjenigen Drüsen, die dem Canalis urogenitalis anhängen, einem Abschnitte, von dem wir wissen, daß er nicht zur Aufbewahrung, sondern nur zum Durchtritt des Sperma bei der Ejaculation dient. Vielleicht haben diese Drüsen außer den bereits hervorgehobenen Beziehungen auch noch die Nebenaufgabe, den Canalis urogenitalis von allen sonst etwa zurückbleibenden Samentheilchen zu reinigen. Namentlich möchten wir dieses für die Cowper'schen Drüsen vermuthen, die nach Leydig's Entdeckung ganz allgemein (für die Cowper'schen Drüsen des Kameels ist dieses früher schon von Baer angegeben) mit einer starken Schicht von quergestreiften Muskelfasern umgeben sind und dadurch zu einer eben so schnellen, als kräftigen Austreibung ihres Inhaltes befähigt erscheinen. Auf der anderen Seite ist es übrigens unverkennbar, wie diese besondere Ausstattung schon dadurch nothwendig geworden ist, daß die Cowper'schen Drüsen dem vorderen Theile des Canalis urogenitalis vor dem Musculus bulbo cavernosus anhängen, also einem Abschnitte, an dem ihnen eine anderweitigen Bewegungskräfte zu Gebote standen.

Zu welchen eigenthümlichen Leistungen mitunter das Secret der männlichen accessorischen Geschlechtsdrüsen benutzt wird, davon liefert uns das Meerschweinchen ein auffallendes Beispiel. Außer den Cowper'schen Drüsen

[1]) Bei den nackten Amphibien, deren Samenleiter auch zugleich Harnleiter ist, wie wir wissen, scheint selbst die Niere gewissermaßen eine Anhangsdrüse der männlichen Organe. Das Sperma dieser Thiere wird wenigstens sehr wahrscheinlicher Weise durch Beimischung des Urins verdünnt.

Digitized by Google

besitzt dieses Thier noch ein Paar langer und ansehnlicher sogenannter Samenblasen von hornförmiger Gestalt und eine aus kleineren Schläuchen gebildete sogenannte Prostata, deren Inhalt aus einer zähen, gallert- oder leimartigen Masse besteht, die (nach Art des Eiweißes in den weiblichen Organen) durch Auflösung der Drüsenzellen bereitet wird. Bei der Begattung mischt dieses Thier nun, nach meinen Beobachtungen, bloß den kleineren Theil dieses Secretes, den Inhalt der Prostataschläuche, dem Sperma hinzu. Den größeren Theil dagegen verwendet es zur Bildung eines Pfropfes, mit dem es die Scheide des Weibchens vollständig verstopft, so daß das Sperma nicht wieder ausfließen kann. So sonderbar nun aber auch dieses Manoeuver ist, so möchte es doch durch den Umstand völlig gerechtfertigt erscheinen, daß das Meerschweinchen sogleich nach der Geburtsarbeit der Weibchen den Act der Begattung vollzieht, zu einer Zeit also, in welcher der Zustand der weiblichen Genitalien sonst wohl schwerlich das ejaculirte Sperma vollständig zurückzuhalten im Stande sein möchte. Eben solche gallertartige Massen findet man auch nicht selten nach der Begattung in der Scheide der weiblichen Insecten (Laufkäfer u. a.), aus der die Samenfäden, wie wir später noch sehen werden, durch einen engen Canal in die sogenannte Befruchtungstasche emporsteigen müssen. Ist das geschehen, dann hat diese Masse, die bis dahin den Ausgang der Scheide verschloß, ihre Aufgabe erfüllt; sie zerfällt, gleich dem Gallertpfropf der Meerschweinchen, in eine krümliche, käseartige Substanz und geht schließlich verloren. Bei anderen Wirbellosen, namentlich bei den Gasteropoden, scheint unter ähnlichen Verhältnissen, dasselbe vorzukommen.

In sehr vielen anderen Fällen erhärtet dagegen das Secret der accessorischen Geschlechtsdrüsen schon in den Leitungscanälen zu einer schlauchförmigen Umhüllung des Sperma. Es bilden sich dann sogenannte **Samenschläuche** (spermatophora) von bestimmter wurmförmiger oder kugliger Gestalt, die statt der flüssigen Samenmasse in die inneren weiblichen Organe entleert oder auch wohl nur an den Mündungsstellen derselben oder in deren Nähe dem Körper angehängt werden.

Bei dem gemeinen Flußkrebse wird der ganze Inhalt des Samenleiters in einen einzigen sehr langen Schlauch eingeschlossen, dessen Material durch die Auflösung der epithelialartigen Drüsenzellen gewonnen wird, im Anfang eine feinkörnige Beschaffenheit hat, und später in eine homogene Masse von ziemlicher Festigkeit sich verwandelt (**Leuckart**). Gewöhnlich trennt sich aber der Inhalt des Samenleiters in einzelne, hinter einander gelegene, kleinere Partieen, von denen dann eine jede einzeln von einem Samenschlauche umhüllt wird.

Der Inhalt dieser Spermatophoren besteht in der Regel ausschließlich aus Samenkörperchen, die bald regellos durch einander liegen, bald auch in bestimmter Weise, zu Strängen u. s. w. vereinigt, in einer glutinösen Flüssigkeit suspendirt sind. So ist es namentlich nach **Stein's** interessanten Untersuchungen bei den Insecten (in früherer Zeit hat man die Spermatophoren der Insecten vollständig verkannt, für einen abgerissenen Penis gehalten), so auch bei den meisten zehnfüßigen Krebsen, einigen Blutegeln u. a. Die Entleerung der Samenschläuche geht dann nach der Uebertragung derselben dadurch von Statten, daß die äußeren Wände allmälig immer mehr erhärten und den Inhalt zusammendrücken, bis dieser entweder seine Umhüllung sprengt oder (wie es bei den Insecten, auch Astacus vorkommt) aus dem vorderen offenen Ende der Spermatophoren hervortritt. In anderen Fällen

Digitized by Google

besitzen diese Samenmaschinen aber auch eine zusammengesetztere Bildung, besondere projectile Apparate, die bald (bei Cyclops, vgl. v. Siebold, Beitr. zur Naturgesch. wirbelloser Thiere S. 41) aus einem eigenthümlichen in Wasser allmälig quellenden Stoffe von körniger Beschaffenheit, bald (bei den meisten Cephalopoden, vgl. namentlich Milne Edwards, Annal. des scienc. nat. 1840. T. XIII. p. 193) aus einem elastischen Spiralbande bestehen [1]), und neben den Samenkörperchen in das Innere der Spermatophoren eingeschlossen sind. Die Samenschläuche sind in diesen Fällen vollständig geschlossen, bersten aber, sobald sie bei längerer Berührung mit dem Wasser eine größere Menge von Flüssigkeiten durch die permeablen Wandungen nach innen aufgenommen haben.

Hier und da wird die Stelle dieser Samenschläuche auch von anderen eigenthümlichen Gebilden vertreten, die vielleicht am passendsten den Namen der Samenstäbchen tragen könnten. Sie bestehen aus glashellen, homogenen Massen von regelmäßiger, mehr oder minder gestreckter Gestalt, die sich bei Zusatz von Wasser allmälig in einen Strang von einzelnen Samenfäden auflösen. Sie sind nichts Anderes, als regelmäßig gelagerte, durch ein gemeinsames Bindemittel mit einander verklebte Samenfäden, die statt eines flüssigen Sperma oder eines Samenschlauches in die weiblichen Organe eingebracht werden. So finde ich es namentlich bei Saenuris. In den männlichen Leitungsorganen von Hirudo und Oniscus kommen dieselben Samenstäbchen vor, doch wäre es möglich, daß sie hier nicht ohne Weiteres nach außen geschafft, sondern vorher, wie es Stein bei einigen Käfern beobachtete, noch in besondere Samenschläuche eingeschlossen würden.

B. Befruchtung und Entwickelung.

Die physiologische Bedeutung der männlichen Zeugungsproducte beruht auf der Eigenschaft, die Eier zu einer weiteren Entwickelung anzuregen, sie zu der Bildung eines neuen thierischen Wesens zu befähigen. Das Sperma besitzt, wie wir sagen, die Eigenschaft, die Eier zu befruchten.

Ueber die Art, wie der männliche Samen auf die Eier einwirkt, über das eigentliche Wesen der Befruchtung hat man zu verschiedenen Zeiten die abweichendsten Ansichten gehabt. Es giebt keinen anderen physiologischen Proceß, dessen Auffassung in gleichem Grade nicht bloß von den jedesmaligen Ergebnissen der empirischen Forschung, sondern auch namentlich von den herrschenden Lehren der einzelnen philosophischen Systeme abhängig gewesen wäre, keinen anderen, dessen Geschichte einen so mannigfachen und bunten Wechsel der widersprechendsten Theorieen aufzuweisen hätte. Naturforscher und Philosophen, Materialisten und Spiritualisten aller Zeiten glaubten sich berechtigt, nach ihrer Weise einen Vorgang zu erklären, den man von jeher als den geheimnißvollsten, als den heiligsten Act der schöpferischen Natur zu betrachten gewohnt war. So war es denn möglich, daß schon Boerhaave's Lehrer Drelincourt 262 »grundlose« Hypothesen über das Wesen der Zeugung aus den Schriften seiner Vorgänger zu-

[1]) Die Spermatophoren der Cephalopoden (die sogenannten Needham'schen Körperchen), die in manchen Arten mehrere Zolle lang werden, wurden früher sehr häufig für besondere Thiere gehalten. Vgl. über die Geschichte und die Schicksale dieser Gebilde die Bemerkungen meines Onkels Fr. S. Leuckart in den zool. Bruchstücken II. S. 93.

Digitized by Google

sammenstellen konnte — und nichts ist gewisser (fügt Blumenbach, Bildungstrieb S. 13 in humoristischer Weise hinzu), als daß sein eigenes System die 263. ausmacht.

Die allmälige Entwickelung und der Wechsel dieser Zeugungstheorieen (vgl. über dieselben die Darstellung von Burdach a. a. O. I. S. 595 ff.) bildet einen der interessantesten Abschnitte in der Geschichte unserer physiologischen Wissenschaften. Für unsere gegenwärtigen Zwecke liegt es jedoch zu fern, darauf weiter einzugehen. Wir wollen nur bemerken, daß es sich bei denselben hauptsächlich um die Frage handelte, ob die organischen Wesen als solche bereits vor dem Zeugungsacte existirten, oder erst durch diesen allmälig geschaffen wurden. Nach der ersteren Ansicht, nach der Theorie der sogenannten Präexistenz oder Evolution, sollte die Befruchtung nur die Bedingungen für die weitere Entwickelung und das Wachsthum der Keime herbeiführen, die selbst schon vorher in den männlichen oder weiblichen Individuen (in Samen oder Ei) gleichsam eingeschachtelt und schlummernd vorhanden, vielleicht schon von dem ersten Schöpfungstage an für alle späteren Generationen im Voraus gebildet wären. Die andere Theorie, die der sogenannten Postformation oder Epigenese, sah dagegen in der Befruchtung einen wirklichen Zeugungsact, die Einleitung zu einer Reihenfolge von Metamorphosen, durch welche aus den Geschlechtsproducten allmälig ein neuer Organismus hervorgehe.

So wunderbar es heute auch klingen mag, es war die erstere Ansicht, die bis gegen das Ende des vergangenen Jahrhunderts eine ziemlich allgemeine Anerkennung sich verschafft hatte, der die bedeutendsten Gelehrten der damaligen Zeit huldigten, der selbst Haller anhing, zu der noch Cuvier sich hinneigte. Hatte die Theorie der Präexistenz auch allmälig durch die embryologischen Untersuchungen von Harvey, Malpighi, Spallanzani u. A. ihre frühere crasse Form verloren, so enthielt sie doch immer noch Absurditäten und Widersprüche in Menge. Selbst ihre Anhänger mußten zugeben, daß sie nur dem Siege des Verstandes über die Sinne ihre Herrschaft verdanke. Aber offenbar war es, um mit Burdach zu reden, die Phantasie, die hier über Sinne und Verstand zugleich den Sieg davongetragen hatte. Die ganze Theorie der Präexistenz mit ihren mannigfachen Schattirungen mußte ohne Weiteres fallen, als die speculative Betrachtung der unbefangenen Beobachtung Platz machte, als man anfing, die einzelnen Phänomene der Entwickelung sorgfältig zu untersuchen und zu einer Bildungsgeschichte des thierischen Körpers an einander zu reihen. Seit C. F. Wolff in seinem berühmten Werke über die Theorie der Generation zum ersten Male den Maßstab der empirischen Erfahrung an die Beurtheilung der Zeugungslehren anlegte, war das Schicksal dieses großen Irrthums entschieden.

Der Streit, der Jahrhunderte lang die Naturforscher und Physiologen bewegte, ist heute vergessen. Unsere Kenntnisse von der Entwickelung des Embryo, wie von der Bildung der Zeugungsstoffe lassen nur eine Deutung zu, und diese ist im Sinne der Epigenese. Es kann keinem ferneren Zweifel unterliegen: der Embryo ist das Product einer Neubildung, die an die Zeugungsstoffe anknüpft. Er entsteht aus dem Bildungsmateriale des Eies, aus dem Dotter, und zwar allmälig in Folge gewisser eigenthümlicher Vorgänge und Veränderungen, die mit dem Augenblicke der Befruchtung anheben. Die Frage, um die es gegenwärtig sich handelt, bezieht sich nur auf den Antheil, den das Sperma an diesen Vorgängen nimmt, auf die Art und Weise, wie es dieselben hervorruft. Bevor

Digitized by Google

wir indeſſen auf die Analyſe dieſer Frage hier eingehen, ſcheint es uns nöthig, ebenſowohl die äußeren Bedingungen der Befruchtung, als auch die Natur jener Vorgänge kennen zu lernen, die in geſetzmäßiger Reihenfolge nach der Einwirkung des Samens in dem befruchteten Ei vor ſich gehen.

Die äußeren Bedingungen der Befruchtung.

Wo es darauf ankommt, die Bedingungen eines Vorganges zu erforſchen und auf ihre einfachen Verhältniſſe zu reduciren, da wird in der Regel die Beobachtung allein nicht ausreichen. Es bedarf in ſolchen Fällen des Experimentes, nicht nur, um die Reſultate der Beobachtung zu controliren, ſondern namentlich um durch Veränderung und Ausſchluß der einzelnen Bedingungen aus dem Erfolge auf den relativen Werth derſelben zurückzuſchließen.

Der Befruchtungsproceß der Thiere iſt zuerſt durch die berühmten Verſuche von Spallanzani (Expériences sur la génération 1785) dem phyſiologiſchen Experimente zugänglich geworden. Die Reſultate, die wir dem glücklichen Experimentator verdanken, bilden noch heute die Grundlage unſerer Kenntniſſe von den äußeren Bedingungen dieſes Vorganges. Sie ſind durch die Unterſuchungen von Prévoſt und Dumas (Annal. des scienc. nat. 1824. T. II. p. 130), die nach langer Unterbrechung die Befruchtungsverſuche von Spallanzani wieder aufnahmen, ſowie ſpäter durch Leuckart (Nachrichten von der G. A. Univerſität und der königl. Geſellſchaft der Wiſſenſchaften zu Göttingen 1849. Nr. 10), Quatrefages (Annal. des scienc. nat. 1850. T. XIII. p. 126) und Newport (Philosoph. Transact. 1851. T. I. p. 169), wenn auch im Einzelnen mannigfach modificirt, doch im Weſentlichen beſtätigt worden.

Die Verſuche von Spallanzani und den ſpäteren Experimentatoren ſind vorzugsweiſe an dem Froſche angeſtellt, an einem Thiere, das gewiſſermaßen durch die Art ſeiner Befruchtung, die bekanntlich außerhalb des mütterlichen Leibes vor ſich geht, die Möglichkeit und den Weg einer künſtlichen Fructification ſchon vorgezeichnet hat. Wie leicht und ſicher ſich dieſe Verſuche übrigens bei allen Thieren mit einer äußerlichen Befruchtung ausführen laſſen, wird man ſchon nach dem Umſtande beurtheilen können, daß dieſelben gegenwärtig für embryologiſche und ökonomiſche Zwecke (Fiſchzucht) eine ſehr allgemeine Anwendung gefunden haben. Aber auch die innerliche Befruchtung iſt kein abſolutes Hinderniß für das Gelingen ſolcher Experimente. Spallanzani (l. c. p. 223) befruchtete die Eier des Seidenſpinners, nachdem ſie bereits abgelegt waren; er befruchtete ſogar (ebenſo Roſſi) eine Hündin, der er durch eine erwärmte Spritze den Samen beigebracht hatte. Bei der Frau eines Hypoſpadiaeus will Hunter (Lectures on compar. anat. by Home T. III. p. 315 denſelben Verſuch mit Erfolg haben ausführen laſſen.

Nach den Erfahrungen, die wir auf ſolche Weiſe gewonnen haben, iſt es zunächſt als eine ausgemachte Thatſache anzuſehen, daß die Befruchtung der Eier in allen Fällen die Einwirkung des Samens vorausſetzt. Die Verſuche, das Sperma mit irgend einem anderen organiſchen oder unorganiſchen Subſtrat zu erſetzen, ſind vorausſichtlich immer ohne Erfolg geblieben.

Man hat vielleicht niemals an dieſer Thatſache gezweifelt. Aber darüber hat man lange geſtritten, ob zu der befruchtenden Einwirkung des

Samens ein unmittelbarer Contact mit den Eiern nothwendig sei oder nicht. Bei den Säugethieren und anderen Geschöpfen mit einer innerlichen Befruchtung schien eine unmittelbare Berührung von Eiern und Samenkörperchen fast unmöglich, und so entsprang denn die Lehre von der sogenannten Aura seminalis, von einem flüchtigen Stoffe, der dem Samen innewohne und nach der Begattung durch die Gefäße oder auf sonst einem Wege den Eiern zum Zwecke der Befruchtung zugeführt würde. Obgleich diese Lehre noch vor wenigen Decennien in der Geschichte unserer Wissenschaft eine große Rolle spielte, dürfen wir sie doch heute als völlig überwunden ansehen. Die Anwesenheit der Samenkörperchen auf dem befruchteten Säugethierei, die wir mit unseren Mikroskopen nachweisen können, ist ein unwiderleglicher Beweis, daß auch hier eine materielle Berührung des Samens stattgefunden hat, daß die Hindernisse, welche derselben im Wege stehen, nicht so groß sind, wie es auf den ersten Blick vielleicht erscheinen möchte. Auf experimentellem Wege ist schon Spallanzani (l. c. p. 203) zu der Ueberzeugung gekommen, daß die bloße Evaporation des Sperma keine Befruchtung einleiten könne. Allerdings möchte vielleicht die Beweiskraft der Spallanzani'schen Experimente wegen der Unzulänglichkeit der Methode angefochten werden können, aber auch unter anderen Verhältnissen hat der Versuch, den Samendunst zur Befruchtung der Eier zu verwenden, niemals zu einem Resultate führen können (Prevost und Dumas, Leuckart). In der Vorlage einer mit Samenflüssigkeit gefüllten Retorte bleiben die Eier eben so unentwickelt, wie in einer thierischen Blase[1]), die man in spermatisirtes Wasser hineintaucht. Unter solchen Umständen ist es denn wohl außer Zweifel, daß das Sperma zum Zwecke der Befruchtung mit den Eiern in unmittelbare Berührung kommen muß.

Soll nun aber auf diesem Wege wirklich eine Befruchtung geschehen, so ist es ferner nöthig, daß Samen und Eier mit ihrer vollen Entwickelung auch zugleich ihre normale Integrität besitzen. Der Inhalt aus dem unentwickelten Hoden der Frösche, in dem es noch nicht zu der Production von Samenfäden gekommen ist, bleibt ohne Einwirkung. Erst mit der Bildung dieser Elemente gewinnt er die Fähigkeit der Befruchtung. Aber diese Fähigkeit ist an die Integrität der Samenfäden gebunden. Sobald dieselben ihre ursprüngliche Beweglichkeit verlieren (und dieses geschieht je nach den äußeren Verhältnissen bekanntlich mehr oder minder schnell, im Wasser schon nach Verlauf von einigen Stunden), erlischt auch die befruchtende Kraft. Sind alle Samenfäden regungslos, dann bleibt ein jeder weiterer Versuch vergeblich, während im anderen Falle immer noch einzelne Eier, je nach der Menge der beweglichen Fäden, befruchtet werden. Was durch den fortdauernden Einfluß der äußeren Verhältnisse allmälig bewirkt wird, kann man auch plötzlich durch Zusatz solcher Substanzen hervorrufen, welche die normale Beschaffenheit der männlichen Zeugungsproducte

[1]) Wie ich mich überzeugt habe, gilt dieses auch für die Haut des Graaf'schen Follikels. Wenden wir solches auf die Lehre von der Eierstocksschwangerschaft an, so würde die Möglichkeit derselben auf jene Fälle beschränkt, in denen das Ei nach dem Platzen des Follikels an seiner Bildungsstätte verharrt und befruchtet würde. Daß die Samenkörperchen möglicher Weise durch den zerrissenen Follikel in das Innere desselben hineinschlüpfen und hier auch mit den Eiern in Berührung kommen, läßt sich von vornherein nicht in Abrede stellen, da wir die Samenkörperchen ja schon mehrfach auf der Oberfläche des Eierstockes aufgefunden haben; aber eine andere Frage ist es, ob die Metamorphose des Graaf'schen Follikels in einen gelben Körper die Entwickelung des Eies nicht beeinträchtigt.

Digitized by Google

verändern. Dieſelben Mittel, welche die Bewegungen der Samenfäden aufheben (ſ. o.), vernichten auch die befruchtende Kraft, bald früher, bald ſpäter, je nach ihrer Wirkungsweiſe. Ebenſo verhalten ſich die Eier. Alkohol, Aether, Säuren und Alkalien, Metallſalze, ätheriſche und brenzliche Oele, kurz Alles, was verändernd auf ſie einwirkt, zerſtört die Empfänglichkeit für den befruchtenden Einfluß des Samens (Leuckart, Quatrefages). Es gilt in dieſer Beziehung für die Eier faſt daſſelbe, was wir oben für die Samenfäden bemerkt haben. Nur iſt die Empfindlichkeit der Eier in der Regel geringer, die Einwirkung der Reagentien, namentlich der ſchwächeren Solutionen, langſamer[1]). Auch nach der Entfernung aus dem Mutterthiere oder dem Tode deſſelben geht die Keimfähigkeit der Eier allmälig verloren. Auffallend ſchnell geſchieht dieſes namentlich bei den Froſcheiern, wenn ſie im Waſſer aufbewahrt werden. Schon nach wenigen Minuten bemerkt man hier eine auffallende Abnahme, nach einer halben Stunde ein vollſtändiges Aufhören der Keimkraft. Daß der Grund dieſer Erſcheinung in dem Aufquellen des Eiweißes zu ſuchen ſei, welches die normale Einwirkung des Sperma verhindert, iſt kaum zu bezweifeln, zumal die Eier unter anderen Umſtänden ihre Befruchtungsfähigkeit viel länger behalten. Läßt man ſie in dem Eibehälter, ſo gelingen die Befruchtungsverſuche hier und da nach meinen Beobachtungen noch 8—10—12 Stunden nach dem Tode. Ein Ueberzug von Gummi und Stärkekleiſter macht die Berührung mit dem Samen dagegen augenblicklich unwirkſam (Newport). Eier ohne Eiweißhülle bleiben auch im Waſſer längere Zeit befruchtungsfähig, wie die Angaben von Quatrefages für Hermella und Teredo beweiſen. Natürlich müſſen übrigens die Eier, die zu ſolchen Verſuchen angewendet werden, ihre volle Entwickelung beſitzen. Im anderen Falle iſt der Contact mit dem Samen beſtändig ohne Einfluß. Bei den Fröſchen ſcheinen ſogar die reifen Eierſtockseier noch ſteril zu ſein, obgleich dieſelben ſonſt ſich ſehr gewöhnlich (Echinus, Hermella, Teredo u. a.) ſchon befruchten laſſen.

Wenn eine dickere Eiweißſchicht im Umkreis des Dotters, wie wir eben behauptet haben, den befruchtenden Einfluß des Samens nun aber wirklich zu verhindern im Stande iſt, ſo müſſen die Eier, die damit verſehen werden ſollen, natürlich ſchon vor der vollſtändigen Ablagerung deſſelben zum Zwecke der Befruchtung mit dem Sperma zuſammentreffen. Und in der That iſt auch in ſolchen Fällen durch eine innere Befruchtung hierfür geſorgt, es müßte denn ſein, daß das Eiweiß erſt, wie bei den Fröſchen, durch die Berührung mit dem Waſſer ſeine ſpätere Beſchaffenheit annähme.

Was wir für das Eiweiß bemerkt haben, gilt in gleicher Weiſe auch für die Schalenhaut, die nach meinen Erfahrungen (ich füllte die Schale eines Vogeleies mit Froſcheiern und brachte ſie dann auf die verſchiedenſte Weiſe äußerlich mit dem Sperma in Berührung) für die befruchtenden Elemente des Samens unzugänglich iſt. Wie ſich das Chorion in dieſer Beziehung verhalte, läßt ſich wohl kaum mit Beſtimmtheit entſcheiden. Indeſ-

[1]) Nach den Beobachtungen von Quatrefages (l. c. p. 135) ſind übrigens die Eier mancher Thiere, z. B. von Hermella, gegen Reagentien faſt eben ſo empfindlich, wie die Samenfäden, indeſſen mag dieſes doch nicht für alle Thiere in gleichem Maße gelten, wie wir ſchon aus den relativen Größenverſchiedenheiten der abſorbirenden Oberfläche erſchließen können. Ein kleineres Ei wird leichter und ſchneller inficirt werden müſſen, als ein größeres, geſetzt, daß die Beſchaffenheit der äußeren Hüllen dieſelbe iſt. Wenn die jungen Larven eine größere Reſiſtenzkraft beſitzen, als die Eier (l. c. p. 139), ſo mag das wohl ſeinen Grund in den Verſchiedenheiten der äußeren Bedeckungen haben.

Digitized by Google

sen hat es den Anschein, als ob dasselbe bei den einzelnen Thieren in dieser Hinsicht einige Verschiedenheiten darböte. Bei den Knochenfischen z. B. scheint es eben so wenig, wie die Dotterhaut, die Einwirkung des Samens zu behindern. In anderen Fällen finden wir dagegen mancherlei Einrichtungen, die uns ein Anderes vermuthen lassen. Zu diesen rechne ich namentlich den canalförmigen Gang, der nach der Entdeckung von J. Müller das Chorion der Echinodermeneier durchsetzt und dem Samen die unmittelbare Berührung der Dotterhaut erlaubt. An dem Chorion der Insecteneier habe ich häufig eine ähnliche Bildung beobachtet, eine mehr oder minder große Stelle, die von einer sehr viel dünneren Beschaffenheit ist, als die übrige Hülle. Bei den Trematoden u. a., deren Chorion eine gleichmäßig derbe und feste Beschaffenheit hat, darf man endlich aus der anatomischen Anordnung der inneren Genitalien sogar mit Bestimmtheit entnehmen, daß die Berührung des Bildungsmaterials mit dem männlichen Zeugungsproducte schon vor der Entwickelung der äußeren Eihüllen stattfinde, daß mit den Elementen des Dotters auch zugleich der Samen in das Chorion eingeschlossen wird (vergl. Thaer in Müller's Arch. 1850. S. 623).

So lange man die beweglichen Elemente des Sperma als selbstständige Thierchen betrachtete, die nach Art der Schmarotzerwürmer in dem Samen vorkämen, war es wohl natürlich, daß man die befruchtende Kraft in den flüssigen Bestandtheilen desselben suchte. Nach der Berührung mit den Eiern sollte diese, wie man annahm, auf endosmotischem Wege durch die Hülle hindurchdringen und mit den Bestandtheilen des Dotters sich mischen und verbinden. Noch heute findet diese Behauptung ihre Vertheidiger, selbst unter solchen Physiologen, welche die Beziehungen der Samenkörperchen zu den männlichen Zeugungsproducten sonst ganz richtig erkannt haben. Die Samenfäden sind denselben die Träger der befruchtenden Flüssigkeit, dazu bestimmt, durch ihre Bewegungen den Contact mit den Eiern zu vermitteln, vielleicht auch die sonst bei anhaltender Ruhe leicht eintretende Zersetzung zu verhindern (Valentin). Nach einer anderen Ansicht, die zuerst von Köl liker begründet ist und gegenwärtig wohl die größere Mehrzahl der Physiologen unter ihre Bekenner zählen möchte, sind es dagegen die Samenkörperchen, die das befruchtende Princip bilden. Sie stützt sich auf die Constanz und die Formverschiedenheit der Samenkörperchen bei den einzelnen Thieren, auf ihre morphologischen Beziehungen zu den Eiern, sowie vorzugsweise auf den Umstand, daß die Samenflüssigkeit bei vielen niederen Thieren entweder vollständig fehlt (Nematoden, Polypen u. a.) oder doch unter den gegebenen Verhältnissen (bei den Insecten, den Wasserthieren mit äußerer Befruchtung) mit den Eiern in keine Berührung kommen kann. Die Samenflüssigkeit ist nach dieser Ansicht nur das Menstruum der Samenkörperchen und als solches von einer untergeordneten physiologischen Bedeutung.

Da die Samenflüssigkeit, wie wir schon oben erwähnt haben, sich aus dem Sperma auswaschen und durch Filtration isolirt darstellen läßt, so werden sich diese Ansichten auf experimentellem Wege prüfen lassen. Schon Spallanzani hat mit filtrirtem Samen Versuche angestellt (l. c. p. 310), die später von Anderen mehrfach wiederholt sind. Er fand — und alle übrigen Experimentatoren, Prevost und Dumas, Leuckart, Newport, gelangten zu demselben Resultate —, daß die befruchtende Kraft des Filtrates mit der Zahl der angewandten Filtra in umgekehrtem Verhältniß stehe und endlich, bei vollständig gelungener Abscheidung der Samenfäden, erlösche, während der Rückstand nach wie vor seinen Einfluß auf die Eier

Digitized by Google

ausübt. Nach solchen Versuchen können wir wohl nicht länger daran denken, die befruchtende Kraft des Sperma von der Samenflüssigkeit abhängig zu machen. Es sind vielmehr, wie wir deutlich erkennen, die Samenkörperchen[1]), die auf irgend eine Weise bei der Berührung den Eiern die Fähigkeit der Entwickelung zu einem Embryo mittheilen.

Haben wir dieses einmal erkannt, dann wird es uns nicht mehr überraschen, wenn wir sehen, daß die befruchtende Kraft des Samens mit seiner Masse in gar keinem Verhältnisse zu stehen scheint. Wir wissen ja, daß die kleinsten Samentheilchen immer noch eine beträchtliche Anzahl von körperlichen Elementen enthalten. Nach Prevost und Dumas (l. c. p. 140) genügt eine Menge von 0,012 Gr. Samen, um 113 Kröteneier, also ungefähr 0,34 Gr. Bildungssubstanz, zu befruchten. Nach diesem Verhältniß würde dieselbe Samenmenge auch für etwa 8000 Eier von Carcinus Maenas ausreichen. Daß diese Zahl aber noch nicht einmal annäherungsweise die Befruchtungskraft des Samens ausdrückt, unterliegt keinem Zweifel. Spallanzani (l. c. p. 192) vermischte 0,032 Gr. Samen mit 500 Gr. Wasser, tauchte eine Nadelspitze hinein und konnte mit dem anhängenden Tropfen, der etwa 0,000000008 Mgr. Samen enthalten mochte, die einzelnen Eier noch eben so vollständig befruchten, wie mit reinem Sperma.

Wie groß übrigens die zu der Befruchtung eines Eies nothwendige Anzahl von Samenkörperchen sein müsse, läßt sich wohl kaum mit Sicherheit bestimmen. Bei der natürlichen Befruchtung ist die Zahl dieser Gebilde allerdings beständig unendlich viel größer, als die der befruchteten Eier, aber dadurch kann die angeregte Frage natürlich nicht entschieden werden. Die meisten Samenkörperchen gehen zu Grunde, ohne jemals ein Ei zu berühren. Die ungeheure Anzahl derselben entspricht den Schwierigkeiten, die sich der Uebertragung auf die Eier in mannigfachster Weise entgegenstellen[2]). Selbst wenn wir vielleicht nach einer frischen Befruchtung eine größere Menge von Samenkörperchen an den einzelnen Eiern auffinden, selbst dann ist die Nothwendigkeit derselben noch nicht bewiesen. Prevost und Dumas, die diesem wichtigen Verhältnisse eine besondere Aufmerksamkeit zuwendeten, fanden bei ihren Versuchen (l. c. p. 145), daß 225 Samenkörperchen noch hinreichten, um 61 Eier (unter 380) zu befruchten. Es würden hiernach auf die einzelnen Eier etwa durchschnittlich 3—4 Samenkörperchen kommen, eine Zahl, die in Wirklichkeit aber gewiß in einigen Fällen überschritten, in anderen nicht erreicht sein wird. Möglichenfalls mag hier und da schon ein einziges Samenkörperchen für die Befruchtung eines Eies ausgereicht haben. In der That habe ich auch nicht selten auf den befruchteten Eiern des Meerschweinchens nur einen einzigen Samenfaden auffinden können. Jedenfalls aber kann nach diesen Erfahrungen die Thatsache keinem Zweifel mehr unterliegen, daß schon einige wenige Samen-

[1]) Spallanzani behauptet freilich (l. c. p. 133), in zweien Kröten Sperma ohne Samenkörperchen gefunden zu haben, das trotzdem befruchtungsfähig war, allein nach allen übrigen Erfahrungen dürften wir wohl berechtigt sein, hier einen Irrthum vorauszusetzen.

[2]) Nach den Berechnungen von Hollmann (Blumenbach's Naturgesch. 12. Aufl. S. 420) enthält das Sperma eines zweipfündigen Karpfens über 253000 Millionen Samenkörperchen. Uebrigens haben wir schon oben gelegentlich bemerkt, daß die Fische sehr viel mehr Sperma produciren, als u. a. die Vögel, ein Umstand, der teleologisch mit den Verschiedenheiten der Befruchtungsweise in einem unverkennbaren Verhältnisse steht.

Digitized by Google

körperchen hinreichen, um die Befruchtung eines Eies einzuleiten.

Man stößt nicht selten auf die Behauptung, daß (bei den Thieren mit äußerer Befruchtung) ein kleiner Zusatz von Wasser die befruchtende Kraft des Samens erhöhe, ein größerer dagegen sie schwäche. Daß im eigentlichen Sinne des Wortes hiervon indessen keine Rede sein könne, möchte nach den voranstehenden Bemerkungen wohl klar sein. Der günstige Erfolg bei einem kleineren Wasserzusatze rührt nur daher, daß die Samenfäden durch denselben zu einer ausgebreiteteren Bewegung Gelegenheit bekommen und dabei denn auch die einzelnen räumlich getrennten Eier leichter berühren können [1]). Im anderen Falle werden sich die Samenfäden dagegen allzusehr zerstreuen und nur zum geringeren Theile vielleicht das Ziel ihrer Bestimmung erreichen [2]). Uebrigens gelingen immer noch einzelne Befruchtungsversuche, wenn man auch 12000 Gr. Wasser zu 0,02 Gr. Sperma hinzusetzt (Spallanzani).

Wir haben oben gezeigt, daß die Samenkörperchen zum Zwecke der Befruchtung mit den Eiern in unmittelbare Berührung kommen müssen. Es fragt sich aber nun ferner, ob hierzu schon der momentane Contact ausreicht, oder ob die Berührung vielleicht eine längere Zeit hindurch dauern muß. Um hierüber Aufschluß zu bekommen, bediente sich Newport (l. c. p. 224) mit glücklichem Erfolge einer Lösung von Salpeter, durch dessen Einwirkung die Samenkörperchen erfahrungsmäßig schnell getödtet und späterhin allmälig aufgelöst werden. Er brachte die Eier des Frosches, wie gewöhnlich, durch Eintauchen in spermatisirtes Wasser mit den Samenfäden in Berührung und befeuchtete sie darauf mit dieser Lösung. Die Samenfäden verloren augenblicklich ihre Beweglichkeit, aber trotzdem wurden die Eier befruchtet, wenn auch zwischen beiden Operationen nur der Zeitraum einer Secunde lag. Allerdings gelangten die Eier nach solchem Verfahren nur selten bis zur vollständigen Entwickelung des Embryo, allein das läßt sich aus unseren Erfahrungen über die Einwirkung der Reagentien auf die Eier hinreichend erklären. Newport zieht daraus freilich den Schluß, daß eine momentane Berührung des Sperma nur zu einer unvollständigen Befruchtung der Eier ausreiche, indessen kann ich hierin demselben nicht beistimmen. Ich habe die Versuche von Newport mit gleichem Erfolge wiederholt, aber auch gesehen, daß der Erfolg im Wesentlichen derselbe ist, wenn man die Salpeterlösung erst nach Verlauf von mehreren Stunden zur Anwendung bringt. Unter solchen Umständen kann ich wirklich nicht länger daran zweifeln, daß die befruchtende Einwirkung der Samen-

---

[1]) Nach Prevost und Dumas (l. c. p. 140) verhalten sich die befruchteten Eier zu den unbefruchteten bei

1	Theil	Samen	und	1	Theil	Wasser	=	0,12	: 1
1	»	»	»	2	»	»	=	0,2	: 1
1	»	»	»	3	»	»	=	0,5	: 1
1	»	»	»	5	»	»	=	2	: 1
1	»	»	»	7	»	»	=	6	: 1
1	»	»	»	9	»	»	=	9	: 1
1	»	»	»	12—48	»	»	=	10	: 1

[2]) Quatrefages (l. c. p. 130) befruchtete mit Wasser, welches auf eine gegebene Menge enthielt

4000	Samenfäden	. . . . .	0,26 Proc. Eier
70—75	»	. . . . .	0,11 » »
6—9	»	. . . . .	0,07 » »

Digitized by Google

körperchen augenblicklich bei der Berührung der Eier stattfindet.

In den gewöhnlichen Verhältnissen bleiben die Samenkörperchen übrigens eine längere Zeit mit den Eiern in Berührung. Man sieht sie bei dem Wassersalamander u. a. noch nach mehreren Stunden beweglich, ohne daß sie jedoch, wie es scheint, ihre Lage beträchtlich veränderten. Späterhin werden sie ruhig, sie sterben ab und gehen dann allmälig durch Auflösung verloren. In den einzelnen Fällen mag dieses, je nach den äußeren Umständen, bald rascher, bald langsamer geschehen. An den Froscheiern konnte Newport schon sechs Stunden nach der Befruchtung keine Spur der Samenkörperchen mehr auffinden, während sich diese bei den Wassersalamandern nach 48 Stunden und bei den Hunden sogar (Bischoff) nach 5—6 Tagen, wenn die Eier bereits im Uterus angelangt sind, noch erkennen lassen. Ueberall, wo man mit Sicherheit beobachten kann, wird man sich übrigens leicht überzeugen, daß die Samenkörperchen außerhalb des Eies liegen, daß sie entweder der Dotterhaut anhängen oder in die Eiweißhülle derselben eingelagert sind. Die Angabe von Prevost und Dumas, sowie von Barry, nach denen die Spermatozoen von außen durch die Dotterhaut in das Innere des Eies hineindringen sollten, hat keine Bestätigung finden können. Allerdings giebt es, wie wir oben gesehen haben, gewisse Fälle, in denen die Samenkörperchen sich wirklich mit den Elementen des Dotters vermischen, aber dieses geschieht dann bereits vor der Bildung der eigentlichen Eier.

1. Begegnung der Zeugungsstoffe.

(Begattung.)

Sehen wir auf die Art und Weise, wie diese Bedingungen der Befruchtung unter den natürlichen Verhältnissen realisirt werden, wie mit anderen Worten die Begegnung der Zeugungsstoffe bei der natürlichen Befruchtung der Thiere stattfindet, so werden wir hier leicht zweierlei Hauptformen unterscheiden können. Die Befruchtung geschieht entweder außerhalb des mütterlichen Körpers oder im Inneren desselben, sie ist entweder, wie man sagt, eine äußerliche oder eine innerliche.

Ob die eine oder andere Form der Befruchtung im speciellen Falle ihre Anwendung finde, ob das Ei schon vor der Berührung mit den Samenfäden nach außen gelange oder im Inneren der Mutter vielleicht noch einen Theil seiner weiteren Entwickelung durchlaufe, hängt wohl weniger direct von der jedesmaligen Höhe der Organisation ab, als vielmehr von verschiedenen anderweitigen Verhältnissen, von Aufenthalt und Lebensweise, von der Ausstattung des Eies, den Entwickelungsbedürfnissen u. s. w. Allerdings sind es vornehmlich die niederen Thiere, bei denen wir die erste einfachere Form der Befruchtung antreffen (unter den Wirbellosen namentlich die Strahlthiere, Ringelwürmer, Muscheln, unter den Wirbelthieren die Knochenfische und nackten Amphibien), aber das kann uns in unserem Urtheil nicht bestimmen. Es giebt andere eben so niedere, ja zum Theil noch niedrigere Thiere mit einer inneren Befruchtung. Man wird daraus nur entnehmen dürfen, daß diese niederen Thiere vor allen anderen unter Verhältnissen leben, die eine äußerliche Befruchtung zulassen. Und wirklich ist es auch nicht allzuschwer, die physikalische Möglichkeit einer solchen Befruchtungsweise für die betreffenden Lebensformen nachzuweisen. Zunächst sind die Geschöpfe, um die es sich hier

Digitized by Google

handelt, Wasserbewohner. Sie leben in einem Medium, das vermöge seiner physikalischen Beschaffenheit einen Träger der Zeugungsstoffe abgiebt, das Samenkörperchen [1]) und Eier eine längere Zeit in Integrität erhält und überdies durch seine Beweglichkeit den Contact derselben noch besonders begünstigt.

Es ist hiernach leicht einzusehen, warum der Aufenthalt im Wasser für die äußerliche Befruchtung der Thiere eine unerläßliche Bedingung ist. Auf dem Lande würde dieselbe ihren Zweck verfehlen. Samenkörperchen und Eier würden hier an der Stelle verbleiben, an der sie entleert wären, oder höchstens nach dem Austrocknen, wie der Pollen der pflanzlichen Blüthe, in einen dann erfolglosen Contact kommen. Schon aus diesem einzigen Grunde wird die Befruchtung der Landthiere beständig eine innerliche sein müssen. Mit der höheren Organisation derselben hat dieser Umstand höchstens insofern einigen Zusammenhang, als das Leben auf dem Lande überhaupt im Allgemeinen einen complexeren Körperbau voraussetzt.

Dazu kommt noch, daß gerade bei den Landthieren die Eier sehr häufig vor dem Ablegen mit ernährenden und schützenden Hüllen umgeben werden, die für die Samen undurchdringlich sind, daß auch die Embryonen derselben zu ihrer Entwickelung oftmals eines längeren Aufenthaltes im mütterlichen Körper bedürfen. Solchen anderweitigen äußeren Verhältnissen entspricht nun ebenfalls eine innerliche Befruchtung und natürlich nicht bloß bei den Landthieren, sondern auch bei den wasserbewohnenden Arten. Unter solchen Umständen finden wir eine innerliche Befruchtung sogar bei einzelnen Polypen, Würmern, Muscheln, Fischen u. s. w., bei Thieren, die nach der Analogie mit den verwandten Arten eine freie Begegnung der Zeugungsstoffe im Wasser, eine äußerliche Befruchtung, vermuthen lassen.

Uebrigens darf man nicht glauben, daß die Erscheinungen der äußerlichen und innerlichen Befruchtung ohne Vermittelung seien. Bei näherer Betrachtung wird man bald finden, daß sie durch mancherlei Zwischenformen in einander übergehen, daß es mitunter sogar schwer ist, zu bestimmen, ob eine äußerliche oder eine innerliche Befruchtung stattfindet.

In der einfachsten Form der äußerlichen Befruchtung werden die reifen Zeugungsstoffe ohne alle Annäherung der Geschlechter dem Wasser übergeben, so daß es dem Spiele des Zufalls überlassen scheint, ob eine Berührung zwischen denselben stattfindet oder nicht. Zu den Arten mit solcher Befruchtung gehören namentlich die festsitzenden oder schwerbeweglichen und trägen Thierformen, die Polypen, Echinodermen, Muscheln. Wir brauchen indessen nur zu bedenken, daß diese Thiere eben wegen der Unmöglichkeit oder der Schwierigkeit ihrer Locomotion auch in der Regel an günstigen Localitäten in größeren oder kleineren Haufen und Gruppen neben einander vorkommen, um zu der Ueberzeugung zu gelangen, daß der Zufall, der hier die Befruchtung vermittelt, doch nicht so ganz unumschränkt ist. Er mag am Ende kaum einen größeren Werth haben, als der, welcher den Pollen der diöcischen Gewächse durch Wind und Insecten oftmals aus weiter Ferne den weiblichen Blüthen zuträgt. Gehen auch immerhin vielleicht Millionen von Samenkörperchen verloren, ohne ihre Bestimmung zu erreichen, bleiben vielleicht auch hier und da ganze Trachten von Eiern unbefruchtet, so bilden

---

[1]) Man erinnere sich hier daran, daß das Wasser und namentlich das Salzwasser auf die Samenfäden der Thiere mit einer äußeren Befruchtung lange nicht so schnell und nachtheilig einwirkt, als auf die der landbewohnenden Arten.

Digitized by Google

ieſe doch im Ganzen nur einen Bruchtheil von der Zahl der Zeugungs-
emente, die hier überhaupt producirt werden. Die Productivität der Thiere
t ja, wie wir wiſſen (S. 721), um ſo größer, je einfacher ſich die Erſchei-
ungen des geſchlechtlichen Lebens geſtalten.

Bei den leichter beweglichen Thieren mit äußerlicher Befruchtung wird
ie Wahrſcheinlichkeit eines Contactes zwiſchen den Eiern und Samenkörper-
en noch dadurch erhöhet, daß ſich dieſelben zur Brunſtzeit in Schaaren oder
aarweiſe zuſammenfinden um ihre Zeugungsſtoffe neben einander dem Waſ-
r anzuvertrauen; oder dadurch, daß die Männchen (wie bei manchen Fiſchen)
ie gelegten Eier aufſuchen, um ſie nachträglich noch mit ihrem Sperma zu
efruchten. Das Letztere wird übrigens natürlich nur in ſolchen Fällen mög-
ch ſein, wo die Eier ihre Keimfähigkeit eine längere Zeit behalten. Wo
ieſelben dagegen ſchnell nach der Berührung mit dem Waſſer ſich verändern,
elleicht mit einer Eiweißſchicht verſehen ſind, die durch die Aufnahme von
Waſſer raſch aufquillt oder erhärtet, da muß die Befruchtung augenblicklich
ei dem Legen der Eier ſtattfinden. So kann man z. B. bei vielen Kno-
enfiſchen leicht beobachten (vgl. Baer, Unterſ. über die Entwickelungs-
eſch. der Fiſche S. 4), wie die Weibchen zur Brunſtzeit von den Männchen
erfolgt werden, wie beide nicht ſelten die Bäuche gegen einander kehren und
re Geſchlechtsöffnungen reiben, bis der Inhalt ihrer Keimdrüſen gleichzeitig
goſſen wird. Bei den Fröſchen und Kröten wird das Weibchen zur Brunſt-
it von dem Männchen umfaßt und tagelang bisweilen feſtgehalten, damit
as Sperma zeitig genug, ſogleich beim Hervortreten der Eier aus der
loake, über dieſelben ausgeſpritzt werden könne.

Mitunter geſchieht eine ſolche äußerliche Befruchtung übrigens auch
urch Samenſchläuche, die (bei Cyclopsine nach von Siebold) von dem
Männchen an dem weiblichen Körper in der Nähe der Geſchlechtsöffnungen
efeſtigt werden und ihren Inhalt erſt nach einiger Zeit entleeren, wenn die
ier hervortreten. Oder es geſchieht wohl gar zum Zwecke der äußerlichen
befruchtung eine förmliche Begattung, wie bei Saenuris, wo das Sperma
ach meinen Beobachtungen (in Form von Samenſtäbchen) in ein Paar Sa-
entaſchen entleert wird, die mit den übrigen Geſchlechtsorganen keinen wei-
ren Zuſammenhang haben, wohl aber durch ihre muskulöſen Umhüllungen
n Stande ſein möchten, ſchnell im Augenblicke des Eierlegens ihren Inhalt
ach außen hervorzutreiben.

Im Ganzen ſind indeſſen ſolche complicirte Vorgänge bei der äußer-
chen Befruchtung, wie es ſcheint, nur ſelten, während ſie dagegen zum
wecke einer innerlichen Befruchtung ſehr allgemein in Anwendung
zogen werden. Indeſſen giebt es auch gewiſſe Formen der innerlichen Be-
uchtung, die ſich von der gewöhnlichen äußerlichen nur wenig unterſcheiden.
ierher gehören namentlich jene Fälle, in denen das Sperma von den männ-
chen Thieren einfach in das Waſſer entleert wird und von da erſt ſpäter
den weiblichen Körper hineindringt. Es geſchieht das namentlich bei ſol-
en Arten, die, wie die Polypen, Muſcheln u. a., zum Zwecke der Nahrungs-
fuhr und Athmung einen beſtändigen Waſſerſtrom in ihrer nächſten Um-
bung unterhalten und ſelbſt in das Innere ihres Leibes hineinführen.
elegentlich wird dieſer Waſſerſtrom, der die verſchiedenſten kleinen Körper
it ſich fortreißt, auch die Samenkörperchen enthalten, die vielleicht in der
ähe des weiblichen Thieres von den Männchen entleert ſind und bei einer
ffenden Lage der äußeren Geſchlechtsöffnungen dann leicht in dieſe hinein-
lüpfen können. Ohne dieſe Einrichtung würde es ſich kaum begreifen laſ-

Digitized by Google

sen, daß sich unter den zweigeschlechtlichen Thieren mit innerlicher Befruchtung Arten finden, die, wie der Schiffsbohrer u. a., in Holz und Stein vergraben sind und ihre Wohnstätte niemals verlassen.

Bisweilen wird das Sperma auch durch Samenschläuche bis in die unmittelbare Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnungen gebracht, unter Umständen also, die für das wirkliche Zustandekommen der Befruchtung eine größere Garantie geben. So ist es z. B. bei den meisten Cephalopoden, bei denen die Samenschläuche von den männlichen Thieren in die Kiemenhöhle der Weibchen eingebracht werden, wo man die Ueberreste derselben schon mehrfach (Peters, Robin) neben der äußeren Geschlechtsöffnung gefunden hat. Unser gewöhnlicher Flußkrebs klebt seine zwei langen Spermatophoren, wie ich mehrfach beobachtet habe, in Form einer zusammengeknäuelten Masse von ansehnlicher Größe an die Bauchfläche des Weibchens zwischen die Geschlechtsöffnungen, und zwar dergestalt, daß der Anfang eines jeden Samenschlauches mit seiner offenen Mündung dicht auf der einen Geschlechtsöffnung aufliegt. Wird nun späterhin durch Erhärtung des Umhüllungsstoffes das Sperma aus den Samenschläuchen hervorgetrieben, so gelangt es ohne Weiteres in die Oviducte, wo die Eier auf ihrem Wege nach außen damit in Contact kommen. Der taschenförmige Hinterleibsanhang der weiblichen Parnassiusarten (vgl. von Siebold, Zeitschrft. für wissensch. Zool. III. S. 53), der bei der Begattung sich bildet, möchte wohl gleichfalls nur ein solcher äußerer Samenschlauch sein, der seinen Inhalt später in die weiblichen Organe austreibt. Aehnliche aber sehr viel kleinere Spermatophoren werden auch von manchen Blutegeln (Fr. Müller, Leydig) und den Regenwürmern (Leuckart) in der weiblichen Geschlechtsöffnung befestigt.

Die Uebertragung dieser Spermatophoren geschieht durch eine Annäherung der männlichen Geschlechtsöffnung, hier und da auch durch Hülfe besonderer Organe (bei dem Flußkrebse), die ausschließlich für diese Zwecke gebildet sind, aber nicht eigentlich als Begattungswerkzeuge agiren. Man hat allerdings eine solche geschlechtliche Annäherung nicht selten eine Begattung geheißen und mag das auch fernerhin thun, aber von einer wirklichen Begattung, die sich durch die Einführung gewisser männlicher Theile in die weiblichen Organe charakterisirt, ist dieselbe phänomenologisch verschieden, wenn hier auch mancherlei Uebergänge vorkommen. Sie ist im Gegensatz zu dieser innerlichen Begattung eine äußerliche.

Bekanntlich findet sich übrigens eine solche äußerliche Begattung hier und da auch noch bei anderen Thieren mit einer innerlichen Befruchtung, namentlich unter den Vögeln bei den Arten ohne Penis. Sonst aber wird die innerliche Befruchtung in der Regel auch durch eine innerliche Begattung vollzogen, durch einen Act, der auf die verschiedenste Weise durch Instincte und Instinchandlungen geregelt ist und eine ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit darbietet (vgl. Burdach, a. a. O. I. S. 475 ff.).

In früherer Zeit hat man der Begattung eine allzu große Bedeutung beigelegt. Man hat nicht bloß allerlei mystische Vorstellungen an dieselbe angeknüpft, sondern sie auch geradezu als eine Grundbedingung der Zeugung betrachtet. Es wäre endlich an der Zeit, solche falsche Vorstellungen gänzlich zu verbannen. Die Begattung ist in der That auch bei den Säugethieren und dem Menschen, nichts Anderes, als eine mechanische Veranstaltung von untergeordnetem Werthe, die ausschließlich zur Vermittelung des befruchtenden Contactes zwischen Samen und Eiern bestimmt ist. Vor den übrigen einfacheren Veranstaltungen derselben Art hat sie höchstens die größere Sicherheit des Erfolges voraus.

Digitized by Google

Daß man die Begattung durch eine künstliche innere Befruchtung ersetzen könne, ist schon oben erwähnt worden. Ebenso ist es bekannt, daß auch eine unvollständige Begattung ohne eigentliche Immission des Penis (bei Hypospadiäen [1]) u. s. w.) bisweilen eine Conception zur Folge hat. Allerdings ist dieses weit weniger regelmäßig der Fall, als unter den gewöhnlichen normalen Verhältnissen, allein das erklärt sich hinreichend aus dem Umstande, daß eine unvollständige Begattung auch wohl meistens mit einer unvollständigen Uebertragung des Sperma verbunden ist.

Gerade bei den Säugethieren macht die vollständige Uebertragung der Samenkörperchen in die weiblichen Theile noch gewisse weitere Voraussetzungen. Das weibliche Begattungsorgan, die Scheide, ist von dem übrigen Leitungsapparate abgesetzt und nur durch den sogenannten Muttermund, dessen Lippen in der Norm fest auf einander schließen, damit in Verbindung. Soll nun eine Befruchtung erfolgen, so ist es nothwendig, daß das Sperma bei der Begattung durch den Muttermund zunächst in den Fruchthälter hineindringe. Daß dieses wirklich geschieht, hat bereits Leuwenhoek (Opp. omn. T. I. p. 149. 166) nachgewiesen und ist späterhin auch durch die Beobachtungen von Prevost und Dumas, sowie von Bischoff bestätigt worden. Schon fünf Minuten nach der Begattung fand ich beim Meerschweinchen die Uterinhöhle mit einer Unmasse beweglicher Samenfäden angefüllt [2]). Um die Aufnahme des Sperma in den Fruchthälter zu erklären, legt man demselben gewöhnlich eine Saugkraft bei, die sich während der Begattung äußere. Allein ich muß offen gestehen, daß ich die Beobachtungen, die hierfür sprechen sollen (auch die von Günther, Untersuchungen und Erfahrungen u. s. w. S. 56), keineswegs als beweisend ansehen kann. Das Einzige, was durch sie außer Zweifel gestellt wird, ist die Thatsache, daß sich während der Begattung, offenbar in Folge gewisser reflectorischer Thätigkeiten, der Muttermund etwas öffne, vielleicht auch die Gebärmutter tiefer in das Becken hinuntertrete. Wie es uns bedünken will, ist das aber auch für die Aufnahme des Sperma vollkommen hinreichend. Da das Ende des Begattungsgliedes bis an den Muttermund hinanreicht, so bilden beide, wie schon J. Müller (Physiol. II. S. 648) hervorgehoben hat, fast einen zusammenhängenden Leitungsapparat, in dem die Fortbewegung des Sperma, das mit einer gewissen Kraft hervorspritzt, leicht geschehen kann. Allerdings wird nun die Continuität dieses Apparates durch die bekannten Begattungsbewegungen unterbrochen, allein eben diese Bewegungen sind auf der anderen Seite auch wiederum für das Eindringen des Sperma in den Uterus sehr förderlich. Der Penis, der die Scheide völlig ausfüllt, wirkt dabei wie der Stempel eines Spritzwerkes und treibt das Sperma, das in die Scheide ergossen ist, durch den einzigen offenen Ausweg, durch den Muttermund, nach innen. Daher kommt es denn auch, daß die Menge der Samenkörperchen, die man nach der Begattung in der Scheide antrifft, verhältnißmäßig außerordentlich

---

[1]) Es giebt selbst Fälle, in denen diese Mißbildungen auf die Kinder sich vererbten, in denen also jeder Verdacht einer Täuschung hinwegfällt. Vgl. Burdach, a. a. O. I. S. 429.

[2]) Wir haben um so weniger Grund zu der Annahme, daß dieses bei dem Menschen anders sein sollte, als die Beobachtungen von Ruysch und Bond (vgl. Burdach a. a. O. I. S. 526), die — freilich ohne Hülfe des Mikroskopes — an Personen angestellt sind, die fast unmittelbar nach der Begattung eines gewaltsamen Todes gestorben waren, die Anwesenheit einer »samenartigen Flüssigkeit« im Uterus außer Zweifel stellen.

Digitized by

gering ist. Bei einer unvollständigen Begattung wird das Vorwärtsdringen der Samenkörperchen natürlich vorzugsweise von den eigenen Bewegungen derselben abhängen, die Aufnahme in den Uterus also auch voraussichtlich weit weniger vollständig sein.

Die Säugethiere sind die einzigen Geschöpfe, bei denen das Eindringen des Sperma in die Leitungsapparate mit solchen Schwierigkeiten verbunden sein möchte. Sie sind aber auch die einzigen, bei denen die Begattung von so lebhaften und eigenthümlichen Bewegungen begleitet wird [1]). In den übrigen Fällen bilden die weiblichen Leitungsorgane einen continuirlichen Apparat, dessen Theile niemals so scharf und so vollständig sich gegen einander absetzen. Eine einfache Entleerung wird unter solchen Umständen bereits für die Uebertragung der Samenkörperchen ausreichen.

Zahlreiche niedere Thiere besitzen übrigens zur Aufnahme des Sperma besondere blasige Anhangsgebilde an den Leitungsapparaten ihrer Genitalien, sogenannte Samentaschen (bursae s. receptacula seminis). So ist es namentlich bei den Insecten, bei denen diese Organe schon seit längerer Zeit bekannt sind, obgleich sie erst neuerlich durch die schönen und sorgfältigen Untersuchungen von Stein (Vergl. Anat. und Physiologie der Insecten) ihre vollständige Analyse gefunden haben. Bei der Begattung dieser Thiere gelangt die Samenmasse zunächst in die Scheide, die zur Aufnahme des Penis bestimmt ist, aber nicht, wie sonst, ohne Weiteres in den eigentlichen Leitungsapparat sich fortsetzt, sondern eine mehr oder minder ansehnliche Ausackung desselben, die sogenannte Begattungstasche (bursa copulatrix), darstellt. Eine plötzliche Ejaculation des Sperma, wie bei den Säugethieren, scheint nicht stattzufinden. Der Samen der Insecten ist stets, mag er als eine formlose Masse oder in Gestalt von Ballen und Schläuchen ausgestoßen werden, eine sehr consistente zähe Festigkeit, die nur ganz allmälig aus dem männlichen Geschlechtsorgane hervorquellen kann (Stein). Daher dauert auch die Begattung dieser Thiere meist eine sehr geraume Zeit. Nach derselben findet man nun das birnförmige Ende der Scheide mit einer Masse gefüllt, die außer den Samenkörperchen auch noch, wie wir schon früher bemerkt haben, mancherlei andere feste Substanzen mit einschließt. Aber der Aufenthalt der Samenkörperchen an diesem Orte ist nur ein temporärer. Sie verlassen denselben, um durch einen mehr oder minder langen und dünnen Canal in den schon oben erwähnten Samenbehälter einzutreten, der an irgend einer Stelle an der Begattungstasche anhängt. Die übrigen Theile der Samenflüssigkeit bleiben in der Begattungstasche zurück und gehen hier allmälig verloren. Daß die Beweglichkeit der Samenfäden, daß ferner auch die Contractionen der Begattungstasche an dieser Wanderung einen Antheil haben, wird sich nicht in Abrede stellen lassen, allein in vielen Fällen möchten dieselben vielleicht noch nicht für eine vollständige Uebertragung in den Samenbehälter ausreichen. Es giebt Insecten, in denen die Wandungen der Begattungstasche bei Abwesenheit des Muskelbelags keiner Zusammenziehung fähig sind. In solchen Fällen bedarf es noch einer weiteren Trieb-

[1]) Unter solchen Umständen erklärt es sich auch, warum die Scheide der Säugethiere mit zahlreichen kleineren und größeren Drüsen versehen ist, die während der Begattung ihr Secret entleeren und morphologisch zum Theil der Prostata und den Cowper'schen Drüsen der männlichen Individuen entsprechen. Vgl. hierüber außer dem bekannten Werke von Tiedemann bes. Hugier, Ann. des scienc. nat. 1850. T. XIII. p. 239.

kraft, wie etwa bei den Flußkrebsen und anderen Thieren, bei denen trotz der äußeren Begattung mit Sicherheit und ohne großen Verlust eine innerliche Befruchtung erzielt werden soll. Wie hier, so wird denn auch in solchen Fällen das Sperma in Samenschläuche eingeschlossen, in Gebilde, die ihren Inhalt bekanntlich durch Erhärtung und Gerinnung der Wandungen nach außen hervortreiben. Natürlich wird sich die Brauchbarkeit derartiger Gebilde nur unter der Voraussetzung bewähren, daß die Samenfäden ohne größere Schwierigkeiten aus ihnen sogleich in den Canal der Samentasche übertreten können, und wirklich haben wir durch die Beobachtungen von Stein erfahren, daß das offene Ende des Schlauches, aus dem diese Körperchen entweichen, nach der Einführung in die Begattungstasche beständig der Mündung des Samenbehälters zugekehrt ist.

Was nun den eigentlichen Mechanismus der Begattung anbetrifft, so zeigt dieser, wie zum Theil schon aus den voranstehenden Bemerkungen hervorgeht, bei den einzelnen Thieren mancherlei Verschiedenheiten. In allen Fällen ist es freilich nöthig, daß das Begattungsglied zur gehörigen Uebertragung des Sperma die weibliche Scheide ausfüllt, aber die Art, wie dieses geschieht, wird durch mancherlei Nebenverhältnisse bestimmt und im Einzelnen modificirt sein. Es sind besonders zweierlei Mittel, durch welche die Anschwellung des männlichen Gliedes, wie die Verengerung der weiblichen Scheide, die beiden Momente, auf die es vorzugsweise hier ankommt, erzielt werden: Muskeln und Schwellgewebe. Bei den niederen Thieren sind ausschließlich die ersteren in Anwendung gezogen. Der Penis derselben erscheint als ein ansehnliches Gebilde, das durch die Contraction der eingelagerten Muskeln sich steift und aufrichtet, vielleicht auch jetzt erst nach außen hervortritt, und sodann nach seiner Einführung in die Scheide von den Muskelwandungen derselben fest umschlossen wird. Bei den höheren Thieren und namentlich den Säugethieren, bei denen das Einpumpen des Sperma in den Fruchthälter einen noch festeren Verschluß verlangt, wird die Stelle dieser Muskelmassen zum größeren Theile von einem cavernösen Gewebe vertreten, dessen hohle Räume sich durch Anfüllung mit Blut erweitern und dabei die Volumverhältnisse der Organe, in die sie eingelagert sind, verändern. Das Vorkommen dieser Gewebsmasse beschränkt sich auf den Umkreis des Canalis urogenitalis, und ist (vergl. Kobelt, die männlichen und weiblichen Wollustorgane) im Wesentlichen bei beiden Geschlechtern dieselbe. Nur von den äußeren Verhältnissen, von Form und Bildung der Begattungsorgane ist es abhängig, daß bei der Füllung des Schwellgewebes in dem einen Falle eine Erection, in dem andern eine Verengerung des Innenraumes zu Stande kommt. Die Betheiligung der Muskeln bei diesen Vorgängen scheint nur untergeordneter Natur zu sein. Durch die Musc. ischio-cavernosi (die auch im weiblichen Geschlechte vorkommen, hier aber nur eine sehr geringe Entwickelung besitzen) wird der erigirte Penis in seiner Lage nach vorn gehalten, während der M. constrictor cunni, das Analogon des M. constrictor urethrae im männlichen Geschlechte, das eingebrachte Begattungsglied umschließt und festhält.

Die Füllung der Schwellkörper (vgl. den Aufsatz von Kölliker über das anat. u. physiol. Verhalten der cavernösen Körper in den Verhandl. der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. 1851. Bd. II. Nr. 8 und 9), durch welche die Geschlechtsorgane zur Begattung sich vorbereiten, soll nach einer ziemlich allgemein verbreiteten Annahme durch Retention des Venenblutes

Digitized by

geschehen [1]). Die Möglichkeit eines solchen Vorganges an sich wird man allerdings zugeben müssen, allein von allen den verschiedenen Ansichten, die bisher in Bezug auf diesen Punkt sich geltend zu machen suchten, hat sich keine einzige als haltbar bewiesen. Die Musculi ischio- und bulbo-cavernosi, die allenfalls noch die größeren Venenstämme comprimiren könnten und in der That auch bei der Begattung durch ihre rhythmischen Contractionen die Steifung des Gliedes vermehren, sind bei dem ersten Zustandekommen der Erection ohne allen Einfluß. Die Zusammenziehung dieser Muskeln steht in unserer Gewalt, aber es ist unmöglich, durch dieselbe eine Erection zu bewirken. Ueberdies verhalten sich diese Muskeln anfangs ganz unthätig. Andere Einrichtungen aber, welche die Venen comprimiren könnten, Klappenapparate, Muskellagen um die Venenstämme u. s. w., sind nicht vorhanden [2]). Unter solchen Verhältnissen bleibt uns nichts Anderes übrig, als mit Valentin, Herberg und Kölliker den physikalischen Grund der Erection in den glatten Muskelfasern zu suchen, die in großer Menge die Balken der Schwellkörper durchsetzen und nach den Untersuchungen des Letzteren sehr allgemein bei den Säugethieren vorkommen. Da diese Muskelfasern nun etwa aber nicht vorzugsweise an der Wurzel des Penis entwickelt sind (wie Herberg wollte, de erect. penis. Lips. 1844. p. 44), sondern sich gleichmäßig durch die Corpora cavernosa vertheilen, so kann man wohl nicht daran denken, daß dieselben durch ihre Zusammenziehung den Zustand einer Erection herbeiführen. Eine solche Zusammenziehung müßte ja — wie es bei Einwirkung von Kälte u. s. w. auch wirklich der Fall ist — die Venensinus und Arterien nothwendig von allen Seiten zusammendrücken, das Blut aus denselben auspressen und das Glied verkleinern. Was jedoch eine Zusammenziehung der Muskelfasern nimmermehr erklärt, bietet sich bei der Annahme einer Relaration, einer Erschlaffung derselben von selbst dar. Läßt man die Muskelfasern, die außer der Erection in dem kleinern Gliede jedenfalls verkürzt sind, nach und nach erschlaffen, so werden sich die sinuösen Hohlräume der Schwellkörper erweitern und mit Blut füllen, ohne daß deswegen die Circulation ins Stocken geriethe (Kölliker). Auf den ersten Blick möchte es nun allerdings sehr auffallend erscheinen, wenn man den Zustand der Erection von einer Erschlaffung gewisser Muskeln herleitet, während andere doch gleichzeitig in ungewöhnlicher Thätigkeit begriffen sind; allein solcher antagonistischer Verhältnisse giebt es bekanntlich bei den animalischen Thätigkeiten des thierischen Lebens gar manche. In dem vorliegenden Falle ist dieser Antagonismus überdies um so eher begreiflich, als die Muskeln der Schwellkörper nicht nur einer anderen Gruppe des contractilen Gewebes angehören, sondern auch (vergl. J. Müller, Abh. der Berl. Akad. 1836) einer anderen Sphäre des Nervensystems unterworfen sind, als die übrigen quergestreiften cerebrospinalen Muskeln, die bei der Begattung sonst noch thätig sind.

Die innige Berührung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane

---

[1]) Die sogenannten Arteriae helicinae, auf die man einstens für die Erklärung dieses Vorgangs so große Hoffnungen baute, scheinen bloße Kunstproducte zu sein, die sich überdies nur bei gewissen Geschöpfen und auch hier nicht einmal in allen Theilen des Penis vorfinden.

[2]) Die Anwesenheit eines besonderen Musc. compressor venae dorsalis von Houstoun (Dubl. Hosp. rep. 1830. T. V.) ist durch die Untersuchungen von J. Müller und Arnold wohl hinlänglich widerlegt worden.

Digitized by Google

während des Begattungsactes ist für beide Geschlechter mit gewissen höchst intensiven Lustgefühlen verbunden, die sich in manchen Fällen allmälig bis zu einem solchen Grade steigern, daß sie die Empfänglichkeit für anderweitige Eindrücke mehr oder minder vollständig absorbiren. Es giebt Thiere, die man kneipen, brennen, zerstückeln kann, ohne das Begattungsgeschäft zu stören. In der Regel spricht sich diese Erregung der Gefühlsnerven in mannigfaltiger Weise schon äußerlich durch gewisse unwillkürliche Bewegungen des Rumpfes, der Glieder u. s. w. aus, durch Reflexthätigkeiten der verschiedensten Art, die den Begattungsact begleiten und zunächst vielleicht nicht einmal zu demselben eine Beziehung haben. Außer diesen zufälligen oder doch wenigstens beiläufigen Erscheinungen giebt es indessen noch andere, die gleichfalls auf reflectorischem Wege in Folge der äußeren Gefühlseindrücke bei der Begattung entstehen und für das Zustandekommen einer Befruchtung von größter Bedeutung sind. Zu diesen gehört vor allen anderen die Samenejaculation, die bei dem Manne den höchsten Grad der Geschlechtslust bezeichnet, zu diesen auch bei den weiblichen Säugethieren die Eröffnung des Muttermundes u. s. w.

Die mannigfachen, zum Theil höchst sonderbaren Eigenthümlichkeiten in der Form der Begattung, die bei den einzelnen Thieren vorkommen, wollen wir hier nicht weiter in den Kreis unserer Betrachtungen hineinziehen. Aber das müssen wir doch erwähnen, daß man neuerdings bei einer kleinen Anzahl achtarmiger Tintenfische, bei Argonauta, Tremoctopus, Octopus Carena, eine Begattungsweise entdeckt hat (vergl. H. Müller, Zeitschr. für wissensch. Zool. IV. S. 1, Verany et Vogt, Annal. des scienc. natur. 1852. T. XVII. p. 146), die sich eben so überraschend, als seltsam gestaltet. Die Cephalopoden besitzen bekanntlich im Umkreis ihres Mundes eine Anzahl von ansehnlichen Armen, die mit Saugenäpfen versehen sind und eben sowohl bei der Bewegung, als auch bei der Nahrungszufuhr eine Rolle spielen. Von diesen Armen ist nun bei den genannten Thieren der eine zu einem Begattungswerkzeug geworden, wie wir schon bei einer früheren Gelegenheit erwähnt haben. An seiner Wurzel befindet sich zur Aufnahme des Sperma eine Tasche mit einer canalförmigen Fortsetzung, die den Arm der ganzen Länge nach durchläuft und auf der Spitze desselben nach außen mündet. Bis hierher zeigt dieses Verhältniß freilich eben noch nichts Wunderbares, aber unerhört ist es nun weiter, daß dieser Arm sich später von seinem Leibe abtrennt — an seiner Stelle bildet sich ein anderer —, in die Kiemenhöhle des weiblichen Thieres hineinschlüpft und hier dann, gleich einem selbstständigen Wesen, in gewöhnlicher Weise das Begattungsgeschäft vollzieht. In der That hat man diese abgetrennten Begattungswerkzeuge auch früher für eigene Thiere (Hectacotylus) und eine Zeitlang selbst für die vollständigen männlichen Individuen jener Cephalopoden gehalten. In wie weit übrigens die Männchen bei der Uebertragung dieser Hectacotylen betheiligt sind, ist uns heute noch unbekannt. Indessen steht es zu vermuthen, daß die Theilnahme eine ähnliche sei, wie bei der Uebertragung der Spermatophoren, die sonst bei den Cephalopoden stattfindet. Ueberhaupt ist es unverkennbar, daß diese beiden Vorgänge eine gewisse Aehnlichkeit besitzen. Man möchte sich fast versucht fühlen, den Hectacotylusarm für einen Samenbehälter eigenthümlicher Art zu halten. Jedenfalls ist er ein Gebilde, das die Schicksale der Spermatophoren mit der Form der Begattungswerkzeuge vereinigt.

Für die Befruchtung der Zwitter gilt in fast allen Fällen dasselbe,

was wir im Voranstehenden zunächst für die zweigeschlechtlichen Thiere bemerkt haben. Wo eine wechselseitige Befruchtung vorkommt, da findet sich beständig eine innerliche oder äußerliche Begattung, hier und da auch mit Spermatophoren, wie für die Regenwürmer und Egelarten schon oben angeführt ist. Bei den Thieren mit Selbstbefruchtung geschieht die Begegnung der Samenkörperchen und Eier entweder erst bei dem Hervortreten der Zeugungsproducte oder schon früher. Bei den Trematoden (vgl. v. Siebold, Arch. f. Naturgesch. 1836. I. S. 217) findet sich ein besonderer Canal, der die Samenkörperchen aus dem Vas deferens in den Anfangstheil des weiblichen Leitungsapparates, in dem die Bildung der eigentlichen Eier aus dem Producte der Keim- und Dotterstöcke vor sich geht, hineinführt. Bei Synapta, bei der die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte, wie bei den Zwitterschnecken, in demselben Organe bereitet werden (vgl. Leydig in Müller's Arch. 1852. S. 507), kommt die Befruchtung wahrscheinlich schon in der Keimdrüse selbst zu Stande.

Auch bei den übrigen Thieren mit innerlicher Befruchtung giebt es mancherlei Verschiedenheiten in Betreff des Ortes, an dem die Berührung der Samenkörperchen und Eier stattfindet. Bald geschieht dieses erst in der Nähe der äußeren Geschlechtsöffnung, kurz vor dem Austritt der Eier, bald schon im Eierstock, bald auch und gewöhnlich in den oberen Theilen des Leitungsapparates. Es richtet sich dies nach den jedesmaligen äußeren Verhältnissen, besonders den weiteren Schicksalen der Eier und Samenkörperchen, auch wohl nach mancherlei zufälligen Nebenumständen, die dann selbst hier und da gelegentlich den Ort der Befruchtung bis zu gewissen Grenzen verändern können.

Wo die Samenkörperchen, wie bei den Insecten u. a., nach der Begattung in besondere Behälter deponirt werden, deren Anordnung eine weitere Verbreitung verhindert, da bezeichnet die Insertionsstelle dieser Organe den Ort der Befruchtung. Wenn die Eier auf ihrem Wege nach außen diese Stelle passiren, so contrahirt sich die Muskelhülle der Samentasche und treibt einen Theil ihres Inhaltes nach außen hervor. Da nun die Samentasche, wie wir oben bemerkt haben, an der Scheide anhängt, so findet in solchen Fällen die Befruchtung beständig im äußersten Ende des Leitungsapparates statt. Bei der gewöhnlichen Bildung der Insecteneier wird diese Befruchtungsweise auch vollkommen ausreichen. (Spallanzani befruchtete die Eier des Seidenschmetterlings, nachdem sie bereits gelegt waren.) Indessen giebt es doch einzelne Arten, z. B. Hydrophilus, in denen die Eier schon auf ihrem früheren Wege mit Hüllen umlagert werden, die für das Sperma undurchdringlich sind. Unter solchen Umständen hat dann die Begattungstasche noch einen zweiten Ausgang, der an einer höheren Stelle des Leitungsapparates mündet und die Eier schon vor der Ablagerung jener äußeren Hüllen mit dem Sperma in Berührung bringt.

Wo die Samenkörperchen dagegen, wie in der Regel bei einer innerlichen Befruchtung, unmittelbar in die weiblichen Leitungsapparate gelangen, da werden sie sich hier als frei bewegliche Körper nach den verschiedensten Richtungen hin verbreiten, wie es die räumlichen Verhältnisse zulassen. Wenn die Beweglichkeit nicht erlischt, so werden sie aller Wahrscheinlichkeit nach in einiger Zeit, nach Verlauf von Stunden oder Tagen, durch die ganze Länge des Leitungsapparates vertheilt sein. Es gilt das auch für die Säugethiere, obgleich hier die Uebersiedelung der Samenfäden in die Eileiter bei der Weite des Uterus und der Enge der Eileiteröffnungen wohl mit grö-

Digitized by Google

ßeren Schwierigkeiten verbunden sein möchte. Aber auch unter solchen ungünstigen Verhältnissen wird immer noch eine Anzahl von Samenfäden in die Eileiter gelangen und von da allmälig gegen die Eierstöcke vorrücken. In vielen Fällen mag diese Verbreitung der Samenkörperchen auch durch äußere Muskelkräfte, durch eine Art antiperistaltischer Bewegung der muskulösen Leitungsorgane, noch besonders erleichtert und befördert werden. Daß dieses selbst hier und da bei den Säugethieren geschieht (deren Fruchthälter doch sonst im unbefruchteten Zustand zu einer Contraction sehr wenig geeignet ist), wird man kaum bezweifeln, wenn man bedenkt, daß die Samenkörperchen des Meerschweinchens, wie Bischoff und ich in Gemeinschaft beobachtet haben, schon eine Viertelstunde nach der Begattung bis gegen die Mitte des Eileiters eingedrungen sind.

Wenn die Verbreitung der Samenkörperchen in den weiblichen Leitungsapparaten durch das Entgegenkommen der Eier nicht etwa gehindert wird, so müssen dieselben zum Theil allmälig bis an das Ende des Eileiters, selbst bis zum Eierstocke emporsteigen. Durch zahlreiche Beobachtungen ist dieses gegenwärtig außer Zweifel gesetzt. So hat namentlich Bischoff (Entwickelungsgeschichte des Menschen S. 21) — später auch Wagner und Barry — die Samenfäden des Hundes 20 Stunden nach der Begattung in reichlicher Menge zwischen den Fimbrien und auf dem Eierstocke aufgefunden. Am leichtesten gelingt dieser Nachweis vielleicht bei dem Huhn, bei dem ich die Samenfäden im Infundibulum niemals vermißt habe, sobald nur eine Begattung vorausgegangen war. Bei Lacerta vivipara konnte ich dieselben auch auf dem Peritonealüberzuge des Eierstockes in Menge beobachten. Unter den Wirbellosen ist das Vordringen des Samens bis zum Eierstock gleichfalls hier und da (nach Leydig z. B. bei den Blutegeln natürlich auch bei den Skorpionen u. a., bei denen sich die Eier, wie hier, im Eierstocke entwickeln) sehr gewöhnlich.

Unter solchen Umständen wird nun das Ei nach seiner Ablösung an den verschiedensten Stellen mit den Samenkörperchen in Contact kommen können, je nachdem die Begattung früher oder später während der Brunst vollzogen wird, je nachdem die Samenfäden also Gelegenheit finden, einen größeren oder kleineren Theil der Leitungsorgane zu durchwandern. Aber nicht an allen Stellen wird dieser Contact mit gleicher Sicherheit eine Befruchtung zur Folge haben. Wenn die Eier bereits eine längere Zeit in den Leitungsorganen verweilten, wenn sie inzwischen vielleicht mit einer dicken Eiweißhülle, mit Schalenhäuten und anderen accessorischen Gebilden umgeben sind, muß dieser Contact, wie wir schon früher bemerkten, ohne Einwirkung bleiben. Solche Verhältnisse sind es nun, die in den einzelnen Fällen den Ort der Befruchtung bald enger, bald weiter begrenzen.

Wo die Eier erst spät nach der Befruchtung ihre Bildungsstätte verlassen (Blutegel), wo sie gar im Eierstocke sich zu einem Embryo entwickeln (Scorpio, Anableps, Blennius u. a.), da erfolgt auch die Befruchtung natürlich ganz constant schon in den Eierstöcken. In den meisten übrigen Fällen mag die Befruchtung dagegen in dem äußersten Ende der Eileiter geschehen. Jedenfalls gilt dieses für die Vögel und beschuppten Amphibien, sehr wahrscheinlicher Weise (Prevost und Dumas, Bischoff) auch für die Säugethiere. Pouchet hat allerdings behauptet, daß die Säugethiereier erst in dem Uterus (oder dem Uterinende der Eileiter) befruchtet würden, aber diese Behauptung stützt sich nur auf die irrthümliche Annahme, daß die Samenfäden der Säugethiere überhaupt nicht weiter vordrängen. So leicht sich

Digitized by Google

nun übrigens der Nachweis führen läßt, daß der Uterus nicht der gewöhnliche Ort der Befruchtung ist (man sieht die Samenfäden schon in dem oberen Drittheil des Eileiters auf den Eiern, die bei ihrer Ankunft im Uterus bereits die ersten Stadien der Entwickelung durchlaufen haben), so schwer läßt sich beweisen, daß in ihm überhaupt keine Befruchtung mehr zu Stande kommen könne. Wie unwahrscheinlich eine solche späte Befruchtung aber ist, geht schon aus denjenigen Fällen hervor, in denen die Eier (Kaninchen) bei ihrem weiteren Vorrücken durch die Tuben eine dicke Eiweißschicht um sich ablagern, die aller Vermuthung nach einen späteren Contact mit den befruchtenden Elementen des Samens unwirksam macht.

Eine andere Frage, die wir hier berühren müssen, betrifft die zeitlichen Verhältnisse der Begattung und Befruchtung, die Länge des Zeitraumes, durch den eine Begattung möglicher Weise ihren befruchtenden Einfluß bewähren kann. Bekanntlich sind die Samenkörperchen so lange befruchtungsfähig, als sie ihre Integrität und Beweglichkeit besitzen. Es wird sich also in dem vorliegenden Falle darum handeln, bei den einzelnen Thieren die Dauer dieser Beweglichkeit in den weiblichen Theilen zu bestimmen. Leider wissen wir über diesen Punkt, dessen Bedeutung wir schon früher bei einer anderen Gelegenheit hervorheben mußten, nur außerordentlich wenig. Bei den Säugethieren dürfen wir die Beweglichkeit der Samenfäden in den weiblichen Theilen auf etwa 8 Tage veranschlagen (Prevost und Dumas, Bischoff), obgleich die Zahl der beweglichen Elemente schon am vierten Tage abnimmt. Bei den übrigen Thieren ist dieselbe voraussichtlich länger (bei Lacerta vivipara fand ich die Samenfäden noch bei einem Thiere beweglich, das bereits 12 Tage lang eingesperrt gewesen war), bei manchen selbst viel länger. Namentlich gilt dieses von den Schnecken [1]) und Insecten, deren Samenfäden in der Begattungstasche Monate lang ihre Integrität behalten [2]).

Unter solchen Umständen ist es denn erklärlich, daß Begattung und Befruchtung nicht selten — man vgl. hier unsere früheren Bemerkungen über die Befruchtung der Säugethiere S. 887 — durch einen kürzeren oder längeren Zeitraum getrennt sind; erklärlich, daß eine Befruchtung selbst hier und da für mehrere auf einander folgende Bruten ausreicht. Die Insectenweibchen, die nach einer Begattung im Herbst überwintern, legen im nächsten Frühjahr befruchtete Eier und wiederholen dieses nach einzelnen Zwischenräumen so lange, bis der Inhalt ihrer Samentasche erschöpft ist [3]). Die Begattung der Flußkrebse geschieht sogar ganz constant nach meinen Beobachtungen im October oder November, während die Eier dagegen in der Regel erst im nächsten Frühjahr (nur bei einem milden Winter [4]) bald nach der

---

[1]) Bei Helix pomatia fand ich noch 10 Wochen nach der Begattung bewegliche Samenfäden in der Samentasche.

[2]) v. Siebold fand bei den Wespenweibchen nach dem Winterschlafe bewegliche Samenfäden (Archiv für Naturgesch. 1839. I. S. 107); eine Beobachtung, die man (vgl. Stein, a. a. O. S. 113) an den verschiedensten Insecten leicht wiederholen kann.

[3]) Nach Gundelach (Nachtrag zur Naturgesch. der Honigbienen, S. 39) unter andern soll die Bienenkönigin nach einmaliger Begattung ihr ganzes Leben lang — mindestens 3 Jahre — fruchtbar bleiben und in dieser Zeit an 270,000 Eier legen.

[4]) Als ich zuerst diese Beobachtung machte, glaubte ich, daß der Flußkrebs zwei Brutzeiten habe, eine im Frühling und eine andere im Winter. Prof. Lereboullet,

Digitized by Google

Befruchtung) gelegt werden. Ebenso weiß man bereits seit Harvey und Buffon, daß die Hennen nach einer einzigen Begattung mitunter drei Wochen lang befruchtete Eier legen, nicht etwa deshalb, wie Coste (Compt. rend. 1850. Nr. 22) meint, weil die reifen Eierstockseier zu gleicher Zeit befruchtet wurden — die Zahl derselben ist ja beständig viel geringer —, sondern offenbar deshalb, weil die Samenfäden so lange in den weiblichen Theilen beweglich und befruchtungsfähig bleiben. Blumenbach (kl. Schriften S. 131) sah einen weiblichen Salamander, der fünf Monate isolirt eingesperrt war, Junge gebären, und nach den Beobachtungen von Czermak (Oesterr. medicin. Jahrbücher. 1843. Oct.) soll hier auf die erste Geburt ohne neue Begattung sogar noch eine zweite erfolgen können.

2. Die ersten Veränderungen des Eies nach der Befruchtung.

(Furchungsproceß.)

Als die nächste Folge der Befruchtung betrachtet man in der Regel das Verschwinden des Keimbläschens. Man stützt sich dabei auf die bekannte Thatsache, daß dieses Gebilde in den befruchteten Eiern nicht mehr aufzufinden ist, selbst wenn es vorher vielleicht noch deutlich durch die Eihüllen hindurchschimmerte.

Durch die neueren Untersuchungen haben wir indessen die sicherste Ueberzeugung gewonnen, daß dieser Vorgang, obgleich er zeitlich nicht selten mit dem befruchtenden Contacte der Samenkörperchen zusammenfällt, doch in der That davon unabhängig und selbstständig ist. Wir wissen jetzt, daß er nicht bloß bei Verhinderung einer Befruchtung eben so gut eintritt, wie in den befruchteten Eiern (so beobachtete es Quatrefages bei Hermella, C. Vogt bei Firola), sondern auch in den meisten Fällen (besonders bei den Arten mit innerlicher Befruchtung) ganz constant schon vor der Berührung mit dem Samen stattfindet. Bei vielen Thieren vermißt man das Keimbläschen bereits in den reifen Eierstockseiern, namentlich bei den Säugethieren (nach Warton Jones, Bischoff, Coste u. A.), bei den Vögeln und beschuppten Amphibien (nach v. Baer und Wagner), bei den Insecten (nach Stein), den Spinnen (nach Wittich), den Krebsen (nach Rathke). In anderen geht dasselbe zur Zeit der Ablösung der Eier von dem Eierstocke verloren, wie bei den Batrachiern (nach Newport), oder während des Durchtritts durch den Eileiter, wie bei den Ascidien (nach Krohn). Andererseits giebt es aber auch Beobachtungen, die zur Genüge beweisen, daß das Verschwinden des Keimbläschens hier und da erst einige Zeit[1]) nach der Berührung der Eier mit den Samenkörperchen stattfindet (bei den Acephalen, Würmern, Echinodermen u. a.), daß selbst die einzelnen Eier derselben Brut (nach Leydig z. B. bei Piscicola) in dieser Hinsicht mancherlei Verschiedenheiten darbieten.

Fassen wir alle diese Thatsachen zusammen, dann kann es wirklich kaum noch zweifelhaft bleiben, daß das Verschwinden des Keimbläschens einen

---

der die Fortpflanzung und Entwickelung dieses Thieres schon seit längerer Zeit verfolgt (auch die oben beschriebenen Spermatophoren oftmals beobachtet) hat, hatte indessen die Güte, mich eines Besseren zu belehren.

[1]) Wäre die Auflösung des Keimbläschens die unmittelbare Folge der Befruchtung, so würde das Ei der Trematoden u. a. überhaupt niemals ein Keimbläschen besitzen können, da ja hier die Bildung des Eies bekanntermaßen erst nach der Befruchtung vor sich gehet.

Digitized by

Vorgang bezeichnet, der mehr der Bildungsgeschichte des Eies, als der Entwickelungsgeschichte des späteren Embryo zugehört. Das Einzige, was der Aufbau eines neuen Thieres voraussetzt, ist die Anwesenheit eines entwickelungsfähigen Materiales. Und dieses ist der Dotter, der durch die Auflösung des Keimbläschens in eine gleichförmige Masse verwandelt wird und sich erst dadurch für jene wunderbaren Metamorphosen vorbereitet, die ihn in Folge der Befruchtung allmälig in einen selbstständigen Organismus verwandeln. Man hat allerdings, wie wir sogleich noch näher sehen werden, auf die verschiedenste Weise es versucht, die Schicksale des Keimbläschens mit den nachfolgenden Metamorphosen des Dotters zu verbinden, allein auch hier sind wir allmälig zu einer besseren Einsicht gelangt. Während man früher nahe daran war, das Keimbläschen mit seinem Inhalte als die erste und wesentlichste Anlage des späteren Embryo zu betrachten, können wir demselben heute nur noch eine Bedeutung für die Entwickelung des Eies zugestehen. Das Keimbläschen verhält sich auch in dieser Beziehung, wie der Kern einer Zelle, der allerdings ein wesentliches Element für die Entstehung in sich schließt, aber allmälig mit der weiteren Ausbildung der Zelle seine ursprüngliche Wichtigkeit verliert und nach Art der meisten provisorischen Gebilde schließlich verloren geht.

Obgleich wir über diesen Proceß noch nichts Bestimmteres wissen, dürfen wir nach aller Analogie doch annehmen, daß er durch eine Verflüssigung der festen Theile vermittelt werde. Keimbläschen und Keimflecke werden sich allmälig auflösen und mitsammt ihrem flüssigen Inhalte der Dottermasse sich beimischen. In einzelnen Fällen (nach Leydig bei Argulus) scheint die Auflösung der Keimflecke dem Verschwinden des Keimbläschens schon vorauszugehen. Die Angabe von Barry (Phil. Transact. 1840. P. II. p. 531 und Müller's Arch. 1850. S. 26), daß sich das Keimbläschen des Säugethiereies noch vorher von dem Keimflecke aus mit Zellen anfülle, hat abgesehen von einer beistimmenden Aeußerung von R. Wagner (Physiolog. S. 57), die derselbe jetzt nicht mehr sicher festhält, keine weitere Bestätigung gefunden.

Gehen wir nach diesen Bemerkungen über das Schicksal des Keimbläschens nun zu den wirklichen Veränderungen über, die in Folge der Befruchtung an der Dotterkugel stattfinden, so stoßen wir hier ganz allgemein zunächst auf einen Vorgang der Zellenbildung, den wir gewissermaßen als eine Einleitung zu dem späteren Aufbau des Embryo betrachten dürfen. Die Dottermasse ist allerdings, wie wir schon mehrfach hervorgehoben haben, das Bildungsmaterial des neuen Geschöpfes, aber sie kann sich als eine Substanz von indifferenter histologischer Beschaffenheit nicht ohne Weiteres in die einzelnen Organe desselben verwandeln. Die Gewebe des thierischen Leibes entwickeln sich ohne Unterschied aus eigenthümlichen mikroskopischen Gebilden, die wir seit Schwann mit dem Namen der Zellen belegen, und diese elementaren Bausteine sind es, die durch die Veränderungen der befruchteten Dotterkugel zunächst herbeigeschafft werden.

In der Regel geschieht dieses durch den sogenannten Furchungsproceß des Dotters, durch einen Vorgang, den schon Swammerdam in dem befruchteten Froschei beobachtet hatte, der aber erst in neuerer Zeit durch Hülfe des Mikroskopes (von Bagge, Bergmann, Bischoff, Kölliker, Rathke, Vogt u. A.) weiter verfolgt und nach seiner morphologischen Bedeutung gehörig gewürdigt werden konnte.

Wo der Dotter eines Eies gleich von vornherein mit seiner ganzen

Digitized by Google

Masse sich bei dem Aufbau des Embryo betheiligt (namentlich also bei den Thieren mit verhältnißmäßig kleinen Eiern), da wird auch sogleich der ganze Dotter von diesem Vorgange ergriffen. Der Furchungsproceß ist in solchen Fällen ein sogenannter totaler. In anderen Eiern bleibt ein kleinerer oder größerer Theil des Dotters von diesem Vorgang ausgeschlossen; der Furchungsproceß ist dann ein sogenannter partieller. In solchen Thieren (und zu ihnen gehören außer den Vögeln und beschuppten Amphibien namentlich auch noch die Knorpelfische, manche — alle? — Knochenfische und die Cephalopoden) entsteht nun durch die Begrenzung des Furchungsprocesses eine Trennung des Dotters in einen Bildungsdotter, der für den ersten Aufbau des Embryo verwandt wird, und einen Nahrungsdotter, der das weitere Material für die Ausbildung und Vergrößerung des embryonalen Körpers liefert. Bei den Vögeln und beschuppten Amphibien beschränkt sich der Furchungsproceß ausschließlich auf den Dotterhof oder die Narbe: Bildungsdotter und Nahrungsdotter fallen hier also räumlich mit jenen beiden histologisch verschiedenen Dottermassen zusammen, die wir früher in den Eiern dieser Thiere kennen gelernt haben. Man hat dieses Verhältniß auch auf die Eier der übrigen Thiere mit partieller Dotterfurchung übertragen wollen, hat behauptet, daß Bildungsdotter und Nahrungsdotter in allen Fällen zweierlei histologisch gesonderte Massen darstellten, aber bis jetzt hat es noch nicht gelingen wollen, auf dem Wege der Beobachtung die Richtigkeit einer solchen Annahme zu beweisen. Daß dieses überhaupt jemals geschehen werde, steht um so mehr zu bezweifeln, als es bekannter Weise Eier mit partieller Dotterfurchung giebt, in denen sich die Grenzen zwischen Bildungsdotter und Nahrungsdotter nicht einmal mit Sicherheit bestimmen lassen, weil sich die Furchung, die Anfangs vielleicht nur einen kleinen Theil des Dotters umformte, allmälig immer weiter ausbreitet. Auch dürfen wir nicht außer Acht lassen, daß die physiologische Bestimmung jener beiderlei Dottermassen trotz der Verschiedenheit ihrer äußeren Schicksale im Grunde genommen doch wohl dieselbe ist. Eine Menge von Beobachtungen deuten darauf hin, daß auch die zelligen Producte des Furchungsprocesses nicht in allen Fällen sogleich in die Gewebe des Embryo sich verwandeln, sondern vorher zum Theil wieder aufgelöst werden, um sich von Neuem zu gestalten oder auch vielleicht in flüssiger Form, wie die Elemente des Nahrungsdotters, in den Leib des Embryo überzugehen.

Um die Erscheinungen der Dotterfurchung gehörig zu verfolgen, wählt man am besten ein kleines und möglichst durchsichtiges Eichen (unter den einheimischen Thieren vielleicht von Lymnaeus), das man bequem unter dem Mikroskope beobachten kann. Ist hier nun der Furchungsproceß, wie in der Mehrzahl der Fälle, ein totaler, so wird man einige Stunden nach der Befruchtung zuerst wahrnehmen, wie die Dotterkugel, die bis dahin vollkommen sphärisch gewesen war, eine ringförmige Furche bekommt, die in der Richtung eines größten Kreises verläuft und den Dotter in zwei gleiche Abschnitte theilt. Anfangs ist diese Furche nur sehr oberflächlich, aber allmälig greift sie in die Tiefe[1]), bis sie schließlich zur vollständigen Isolation der beiden Dotterhälften hinführt. Eine jede dieser

[1]) C. Vogt glaubte früher (Entwickelungsgesch. der Geburtshelferkröte) diese Furchenbildung von einer Faltung der Dotterhaut ableiten zu müssen, hat diese Ansicht gegenwärtig aber selbst für eine irrthümliche erklärt (Kölliker, Entwickelungsgesch. der Cephalopoden. S. 7. Anm.). Die Dotterhaut nimmt nirgends an diesem Processe einen Antheil, sondern behält überall ihre ursprüngliche Bildung.

Digitized by Google

Hälften erscheint nun als ein besonderer Haufen oder Ballen von sphärischer Form, die hier und da indessen durch die räumlichen Verhältnisse des Eies mannigfach modificirt wird. Bald nach dem Erscheinen der ersten Furchungslinie entsteht eine zweite, die jene unter einem rechten Winkel kreuzt und die Zahl der Furchungskugeln verdoppelt. Die dritte Furchungslinie, die in der Richtung des Aequators die Ebene der beiden anderen in der Mitte schneidet, zertheilt den Dotter in acht gleich große Kugelsegmente, die vierte und fünfte in sechzehn und zweiunddreißig u. s. w. Der Vorgang, den wir hier beschrieben haben, wiederholt sich noch öfters, eine jede Furchungskugel zerfällt in zwei kleinere, und so verwandelt sich denn endlich die ganze Dottermasse — wie wir es früher von dem Inhalte der männlichen Keimzellen kennen gelernt haben — nach manchen mehr oder minder auffallenden Gestaltveränderungen in einen rundlichen Haufen mikroskopisch kleiner Elemente, die sich inzwischen immer deutlicher als Zellen zu erkennen geben

Die ersten Furchungskugeln zeigen in ihrer histologischen Bildung noch die größte Aehnlichkeit mit dem unbefruchteten Dotter. Sie enthalten dieselben körperlichen Elemente, die wir in diesem früher kennen gelernt haben. Die einzige Auszeichnung derselben besteht in einem centralen hellen Körper, der um so deutlicher durch dieselben hindurchschimmert, je kleiner die Furchungskugeln sind, und sich schließlich in einen Zellenkern umbildet. Während nun aber der Proceß der Dotterfurchung allmälig vorwärts schreitet, ändert sich dieses Aussehen. Die Dotterkörperchen zerfallen, scheinen sich auch zum Theil zu verflüssigen, und verwandeln die Substanz der Furchungskugeln dabei nach und nach in eine mehr oder minder gleichförmige, durchscheinende Masse.

Man hat viel darüber gestritten, ob die ersten Furchungskugeln bereits als Zellen anzusehen seien, oder nicht. Indessen ist dieser Streit zum Theil offenbar ein sehr müßiger gewesen. Wenn man den Begriff der Zellen, wie es histologisch immerhin zu rechtfertigen ist, von der Anwesenheit einer äußeren begrenzenden Membran abhängig macht, dann sind die ersten Furchungskugeln gewiß noch keine Zellen. Aber vom morphologischen Standpunkte aus dürfen wir auch wohl von Zellen ohne begrenzende Haut sprechen und in diesem Sinne dann auch schon die ersten Furchungskugeln als Zellen betrachten. Wir dürfen das um so eher, als die Verwandlung der Furchungskugeln in genuine Zellen nicht etwa plötzlich und mit einem Schlage stattfindet, sondern ganz allmälig, so daß es unmöglich sein möchte, die Grenze zwischen den hüllenlosen Furchungskugeln und den ersten sogenannten Embryonalzellen, die aus denselben hervorgehen, mit Bestimmtheit zu fixiren. Schon sehr früh zeigen die Furchungskugeln im Umkreise ihrer Masse einen zarten hellen Hof, wie die Eierstockseier auf den ersten Stadien ihrer Bildung. Dieser Hof, anfangs nichts Anderes, als die äußerste peripherische Schicht der zähen eiweißartigen Dotterflüssigkeit, verdichtet sich allmälig zu einer festen und hautartigen Begrenzung, und wird auf diese Weise schließlich in den kleinsten Furchungskugeln zu einer vollständigen Zellenmembran.

Unter solchen Umständen stehen wir dann auch nicht länger an — und die Anhänger jener beiderlei Ansichten werden darin mit uns übereinstimmen —, *die Furchungskugeln als unvollständige Zellen zu betrachten, als Gebilde, die sich erst nach mehrfach wiederholter Theilung in genuine, ausgebildete Zellen verwandeln.*

Uebrigens dürfen wir hier nicht unerwähnt lassen, daß schon die ersten

Digitized by Google

Furchungskugeln von manchen Seiten wirklich für ausgebildete Zellen ausgegeben werden. Namentlich ist es hier wiederum Reichert, der (Müller's Arch. 1841. S. 523, 1846. S. 214) uns mit der Behauptung entgegentritt, daß sich schon an den größten und frühesten Furchungskugeln bestimmte zarte Membranen nachweisen ließen [1]) Nach sorgfältiger Prüfung aller hier in Betracht kommenden Verhältnisse muß ich mich indessen mit Bischoff (Entwickelungsgeschichte des Hundeeies S. 43 u. a. a. O.), Bergmann (Müller's Arch. 1841), Kölliker (Archiv für Naturgesch. 1847. Thl. I. S. 10) u. A. entschieden gegen diese Annahme von Reichert, der auch Cramer (Müller's Arch. 1848. S. 32) und Remak (ebendaselbst 1852. S. 52) gefolgt sind, aussprechen. Reichert hat sich, wie bei der Entwickelung des Eies, offenbar durch den hellen und durchsichtigen Hof der Furchungskugeln täuschen lassen, der in manchen Fällen allerdings schon früh einer festen Zellenhaut ähnlich sieht und sich hier und da sogar bei Zusatz von Wasser an einzelnen Stellen aufblähet, wie eine Membran, die von ihrer Unterlage sich erhebt. Ich kenne kein Ei, das uns eine überwiegendere Ansicht von der Natur der ersten Furchungskugeln geben könnte, als das Ei von Gammarus. Auf dieses möchte ich die Anhänger der Reichert'schen Ansicht besonders aufmerksam machen. Man kann den Furchungskugeln dieses Eies durch einen Druck zwischen den Glasplättchen alle möglichen Formen geben, kann sogar zwei anliegende Furchungskugeln zu einer einzigen zusammendrücken, kann bei längerer Einwirkung des Wassers das allmälige Auseinanderfallen derselben auf das Schönste beobachten. Und das Alles würde unmöglich sein, wenn die Furchungskugeln schon jetzt mit einer festen Membran umhüllt wären. Die kleineren Furchungskugeln der späteren Stadien verhalten sich freilich anders, aber wir haben ja schon oben erwähnt, daß sich die Zustände derselben nicht ohne Weiteres auf die früheren Furchungskugeln übertragen lassen.

Eine noch größere Ungewißheit herrscht über die Natur und die Entstehung der schon oben erwähnten kernartigen Körperchen im Inneren der Furchungskugeln. Um darüber Aufschluß zu bekommen, müssen wir dieselben aus ihrer Umgebung isoliren. Bei den Furchungskugeln von Gammarus gelingt dieses außerordentlich leicht, und hier überzeugt man sich denn auf das Entschiedenste, daß diese Körper aus einer soliden Masse bestehen, die eine zähe, elastische Beschaffenheit hat und zahlreiche kleine Molekularkörperchen in sich einschließt. Baer, Rathke, Lovén, Desor, auch Bischoff (Entwickelungsgesch. des Meerschweinchens S. 21) sind über die Natur dieser Körper derselben Ansicht, während Kölliker dagegen die Behauptung vertheidigt, daß sie gekernte Bläschen seien, und auch Reichert, Vogt u. A. die bläschenförmige Natur derselben zugeben.

Nach den Beobachtungen von Warneck (Bullet. de la Société des natur. de Moscou. 1838. T. I.) können wir kaum daran zweifeln, daß alle diese Angaben richtig sind, sich aber auf verschiedene Stadien des Furchungsprocesses beziehen. Im Anfange sind die Kerne solide, späterhin verwandeln sich dieselben in Bläschen, in denen dann auch noch ein Kernkörperchen zum Vorschein kommt.

In früherer Zeit war man ziemlich allgemein der Ansicht, daß diese

---

[1]) Der Furchungsproceß ist nach Reichert's Annahme natürlich nur ein fortgesetzter endogener Zellenbildungsproceß mit dem Exponent zwei.

Digitized by Google

Kerne der Furchungskugeln die Abkömmlinge des Keimfleckes seien, der durch die Auflösung des Keimbläschens in eine unmittelbare Berührung mit der Dottermasse gekommen wäre. Wo mehrere Keimflecke in dem Keimbläschen vorkommen, wie z. B. bei den Batrachiern, da sollten diese sich allmälig durch die Dottermasse vertheilen und zur Bildung einer Furchungskugel einzeln einen Concentrationspunkt für die umliegenden Dotterelemente abgeben (Vogt, Cramer). Der einfache Keimfleck sollte sich dagegen durch fortgesetzte Zweitheilung allmälig vermehren und durch das Auseinanderweichen seiner Hälften die Theilung der Dotterkugel einleiten (Bischoff, v. Baer). Wir werden später noch Gelegenheit finden, die etwaigen Beziehungen dieser hellen Centralkörper zu der Theilung der Furchungskugeln zu prüfen. Was aber die Abstammung derselben von dem Keimflecke betrifft, so ist diese so wenig bewiesen (die einzigen bestimmteren Angaben von Baer in den Bullet. de l'acad. de St. Petersbg. T. V. p. 234 von der Persistenz des Keimfleckes in den Seeigeleiern beruhen nach den Bemerkungen von Krohn, in den Beitr. zur Entwickelungsgesch. der Seeigellarven S. 7 offenbar auf einer Verwechselung mit dem Kern der ersten Furchungskugel) und, fügen wir hinzu, nach unseren heutigen Erfahrungen über das Schicksal des Keimbläschens mit Inhalt so wenig wahrscheinlich, daß sie neuerdings sogar von ihren vormaligen Hauptvertretern (von Bischoff und Vogt) vollständig aufgegeben worden ist. Dazu kommen noch die physikalischen und chemischen Verschiedenheiten zwischen beiderlei Gebilden (vergl. Wittich, in Müller's Arch. 1849. S. 121), die namentlich in der ersten Zeit sehr auffallend erschienen und allein schon hinreichen würden, die genetische Unabhängigkeit dieser Centralkörper von dem Keimflecke zu beweisen.

Wenn wir nun aber sonach die Abstammung dieser kernartigen Körper von einem früheren Gebilde in Abrede stellen müssen, so bleibt uns nichts Anderes übrig, als die Annahme von Kölliker, Rathke, Reichert u. A., daß sie das Product einer Neubildung seien. Und wirklich sehen wir in einer solchen Annahme auch keinerlei Schwierigkeiten, selbst wenn es vielleicht für den Augenblick noch unmöglich sein sollte, die Art dieser Bildung im Speciellen anzugeben. Vielleicht sind die fraglichen Körper überhaupt nichts Anderes, als ein verdichtetes Tröpfchen jener zähen, eiweißartigen Substanz, die wir bei einer früheren Gelegenheit unter dem Namen der Dotterflüssigkeit als das Bindemittel zwischen den einzelnen Dotterelementen näher kennen lernten.

Wir haben die betreffenden Körper vorher als Kerne der Furchungskugeln in Anspruch genommen, diese selbst als unvollständig entwickelte Zellen gedeutet. Ist diese Auffassung richtig — und sie ist gegenwärtig, wie es scheint, zu einer ziemlich allgemeinen Geltung gekommen —, so dürfen wir wohl nach der Analogie mit den übrigen Erscheinungen der Zellenbildung, namentlich der Zellenbildung um sogenannte Umhüllungskugeln, die an den Dotterfurchungsproceß zunächst erinnert, voraussetzen, daß die Vermehrung der Kerne als ein bedingendes Moment der Theilung der Kugeln vorausgehe. Und diese Voraussetzung wird fast zur Gewißheit, wenn wir beobachten, daß hier und da bisweilen Furchungskugeln vorkommen, die statt eines einfachen Kernes deren zwei enthalten. Schon Kölliker hat auf diesen Umstand, dessen Richtigkeit ich für die Eier mancher Nematoden bestätigen kann, hingewiesen. Auf welche Weise nun aber die Vermehrung dieser Körper stattfindet, möchte im Augenblicke vielleicht noch nicht mit Bestimmtheit sich entscheiden lassen. Am nächsten liegt die Vermuthung, daß sie durch

Digitized by Google

eine Theilung, resp. (bei den bläschenförmigen Kernen) endogene Bildung geschehe, wie nicht bloß Kölliker, sondern namentlich auch Vogt (Annal. des scienc. nat. 1846. T. VI. p. 25), Desor (Müller's Arch. 1848. S. 514), Warneck (l. c. p. 167) und Kaufmann (Zeitschrift für wiss. Zool. III. p. 224) auf das Bestimmteste beobachtet haben wollen. Auf der anderen Seite wird dieses von Rathke, Reichert (Müller's Arch. 1847. Jahresber. S. 11) und Krohn (ebendas. 1852. S. 314) in Abrede gestellt. Die früheren Kerne der Furchungskugeln sollen nach den Beobachtungen derselben spurlos verschwinden, so daß sich bei jeder Theilung oder nach derselben (Reichert) eine Neubildung von Kernen wiederholen würde, wie in der ersten Furchungskugel.

Wenn wir den Furchungsproceß des befruchteten Dotters, wie wir ihn im Voranstehenden beschrieben haben, von seiner physikalischen Seite betrachten, so erscheint er als das Resultat einer molekularen Bewegung, die bis zu einer Lagenveränderung der einzelnen Dotterelemente hinführt. In seltenen Fällen will man diese Bewegungen der Dotterelemente sogar unter dem Mikroskope verfolgt haben (vgl. Derbès, Ann. des scienc. nat. 1847. T. VIII. p. 90, für die Eier von Echinus, Quatrefages, ibid. 1848. T. X. p. 176). Daß diese Erscheinung übrigens schon vor dem Beginn der eigentlichen Furchung anhebt, darüber kann kein Zweifel sein. Die erste Veränderung, die der Dotter nach der Befruchtung erleidet, ist eine Verkleinerung seines Volumens. Zwischen ihm und der Dotterhaut entsteht ein Zwischenraum mit einer farblosen Flüssigkeit, die sonder Zweifel (da sich der Durchmesser des Eies im Ganzen nicht verändert) aus dem Inneren der Dotterkugel hervorgetrieben ist. An der Stelle des früheren Keimbläschens hat sich im Centrum der Dottermasse inzwischen ein neuer Theil gebildet: der erste Kern der ersten Furchungskugel, denn als solche haben wir jetzt schon den befruchteten Dotterinhalt des Eies zu betrachten.

Wenn diese erste Furchungskugel sich zur Theilung anschickt, dann dringt sehr allgemein aus ihrer Oberfläche, und zwar, wie Fr. Müller (Archiv für Naturgesch. 1848. I. S. 1) zuerst gezeigt hat, gewöhnlich an der Stelle, wo späterhin die Furchungslinie auftritt, ein kleiner rundlicher Körper hervor, dem mitunter auch noch ein zweiter oder dritter nachfolgt. Man hat diese Kügelchen für Bläschen gehalten, die mit einer farblosen Flüssigkeit gefüllt seien (Richtungsbläschen nach Müller), und sie eine Zeit lang sogar für die Ueberreste des Keimbläschens, hier und da auch (Lovén, bidrag till utvecklingen of Mollusca acephala p. 19) für den Keimfleck ausgegeben. Daß sie indessen weder das eine, noch das andere dieser Gebilde darstellen, überhaupt nichts Anderes sind, als bedeutungslose [1]) Dottermassen, die bei der Condensation des Dotters zufällig ausgeschieden werden, können wir nach den übereinstimmenden Bemerkungen von Rathke (Archiv für Natur-

[1]) Sehr eigenthümlich ist es, daß bei manchen nackten Kiemenschnecken diese Dottertheile allmälig während der Entwickelung des Embryo in gewaltige Flimmercilien auswachsen. Nordmann betrachtet diese beweglichen Gebilde als parasitische Infusorien und giebt dem ganzen Vorgang die Bedeutung einer Generatio aequivoca (Ann. des scienc. nat. 1846. T. V. p. 156. auch noch Bullet. de la Soc. des natur. de Moscou. 1850. T. I. p. 479). Daß diese Cilien übrigens nicht etwa, wie C. Vogt vermuthet, von dem Embryo abgerissen sind, sondern sich erst allmälig und unabhängig von demselben durch die Metamorphose der schon frühzeitig isolirten Dottermassen entwickeln, kann ich nach eigenen Untersuchungen an Polycera vollkommen bestätigen.

Digitized by Google

gesch. 1848. I. S. 157), Quatrefages (l. c. p. 180) und Warneck l. c. p. 123), um so weniger bezweifeln, als auch inzwischen Leydig (Zeitschrift für wissensch. Zool. II. S. 146) nachgewiesen hat, daß diese Massen bei Paludina vivipara nach ihrer eigenthümlichen (violetten) Färbung und ihren sonstigen Eigenschaften mit der Grundsubstanz des Dotters vollkommen übereinstimmen.

Wenn wir beobachten, daß diese Masse vornehmlich an derjenigen Stelle hervordringt, von welcher der Furchungsproceß ausgeht, so erklärt sich das, wie schon Rathke angiebt, wohl am leichtesten durch die Annahme, daß hier dem Austreten derselben am wenigsten Widerstand geleistet wird, indem die Dotterelemente von da hinweg nach den Mittelpunkten der beiden ersten Furchungskugeln zustreben. —

Wir haben oben die Dotterkugel auf dem Stadium verlassen, wo sie durch den vielfach wiederholten Proceß der Furchung sich in einen Zellenhaufen verwandelt hatte. Mit dieser Umwandlung der Furchungskugeln in Zellen ist nun aber die Vermehrung derselben noch nicht beendigt. Die Furchung wird in Form einer endogenen Tochterzellenbildung fortgesetzt, wie ich mit Warneck namentlich bei unseren Süßwassergasteropoden mit Bestimmtheit beobachtet habe. In jeder Zelle bilden sich zwei kleinere neue Zellen, die späterhin frei werden, wenn die Membran der Mutterzelle vergeht. Die Analogie mit dem früheren Furchungsprocesse ist unverkennbar. Was uns in dieser Tochterzellenbildung entgegentritt, ist ein Furchungsproceß, der sich indessen wegen der Anwesenheit einer äußeren Zellenmembran ausschließlich auf den Zelleninhalt beschränkt.

In den meisten Eiern geht die Vermehrung der Furchungskugeln und Embryonalzellen übrigens nicht mit einer so vollkommenen Gleichmäßigkeit vor sich, daß diese Gebilde in allen Theilen des Dotters oder Keimes, wenn man lieber will, nach Organisation und Größe beständig unter sich übereinstimmten. Es ist vielmehr die Regel, daß ein Theil des Dotters allmälig schneller in seinen Metamorphosen fortschreitet, als der andere, so daß sich nach Beendigung des Furchungsprocesses zweierlei Arten von Zellen unterscheiden lassen, kleinere, die in ihrer Entwickelung vorausgeeilt sind, und größere, die einen früheren Bildungszustand repräsentiren. Die kleineren Zellen, die gewöhnlich ein mehr gleichförmiges helles Ansehen besitzen, nehmen die peripherischen Schichten des Keimes ein, während die anderen, deren Inhalt einstweilen noch eine größere Aehnlichkeit mit dem primitiven Dotter zeigt und gewöhnlich eine sehr fettige Beschaffenheit hat, die centrale Masse desselben zusammensetzen.

Die Zeit, in der sich diese Verschiedenheiten in der Entwickelungsgeschichte der Furchungskugeln kundgeben, fällt bald später, bald früher. In den ersteren Fällen ist dann gewöhnlich schon eine so beträchtliche Masse von Furchungskugeln vorhanden, daß das regelmäßige Aussehen des zerklüfteten Dotters dadurch nur wenig gestört wird. Aber anders ist es da, wo dieser Unterschied bereits zu einer Zeit sich geltend macht, in der die Zahl der Furchungskugeln noch sehr gering ist, in der man auch die späteren peripherischen und centralen Kugeln nach ihrer Lage noch nicht von einander unterscheiden kann. So ist es z. B. bei dem Frosche, bei dem sich schon (vgl. Remak, in Müller's Arch. 1851. S. 495) nach dem Auftreten der Aequatorialfurche, also nach der Achttheilung, die obere Hälfte des Dotters sehr viel schneller entwickelt, als die untere, so daß diese allmälig von den Nachkömmlingen der ersteren vollkommen umhüllt wird. Ganz ähnlich ver-

Digitized by Google

halten sich die Eier vieler Wirbellosen (Gasteropoden, Kiemenwürmer, Blutegel), nur ist die Unregelmäßigkeit hier noch viel auffallender, weil die vier oberen durch die Aequatorialfurche abgetrennten Furchungskugeln, die in ihrer Entwickelung vorauseilen, gewöhnlich schon von vornherein sehr viel kleiner sind, als die unteren. Bei den (meisten) Acephalen hebt diese Verschiedenheit noch früher an, nach der Zweitheilung, so daß sich dann zunächst nur die eine der beiden Furchungskugeln verändert, während die andere ruhen bleibt, bis sie von den Abkömmlingen der ersteren umwachsen ist [1]).

Bei der partiellen Dotterfurchung wiederholen sich im Wesentlichen ganz dieselben Vorgänge (vgl. Kölliker, Entwickelungsgesch. der Cephalopoden S. 21; Coste, Compt. rend. 1850. Nr. 21. p. 659). An einer verhältnißmäßig mehr oder minder beschränkten Stelle, da, wo früher das Keimbläschen lag, bildet sich nach der Befruchtung zunächst eine kleine buckelförmige Hervorragung, die einen Kern im Inneren einschließt und als die erste Furchungskugel betrachtet werden muß, obgleich sie mit ihrer hinteren Fläche ohne Weiteres mit der übrigen Dottersubstanz zusammenhängt. Eine mittlere Furche theilt diese Hervorragung nach einiger Zeit in zwei Hälften, eine andere in vier Viertel u. s. w., bis schließlich eine Anzahl dreieckiger Dotterwülste entstanden sind, die von dem Mittelpunkte der ersten Furchungskugel ausstrahlen und je einen Kern im Inneren einschließen. Durch concentrische Furchen trennen sich dann zu wiederholten Malen die Spitzen dieser Dotterhaufen ab; es entstehen dadurch Ballen, die von ihrer Unterlage sich abschnüren und nun die gewöhnlichen Metamorphosen einer Furchungskugel durchmachen.

Man hat den Furchungsproceß mit seinen verschiedenen Modificationen nicht selten als einen Vorgang von typischer Bedeutung angesehen, der tief in die Organisation des werdenden Individuums hineingreife. Indessen ist das eine Ansicht, die sich unmöglich mit unseren heutigen Erfahrungen über den Werth und die Beziehungen desselben zur Bildung des Embryo vereinigen läßt. Der Furchungsproceß erscheint nach diesen — und so haben wir ihn auch im Voranstehenden aufgefaßt — nur als ein Mittel zum Zwecke, als ein mechanischer Vorgang, durch welchen das Zellenmaterial zum Aufbau des Embryo herbeigeschafft wird. Hat der Furchungsproceß übrigens wirklich keine andere und tiefere Bedeutung, so mag er auch wohl nicht so unumgänglich nothwendig sein, als man bei seiner sehr allgemeinen Verbreitung vielleicht auf den ersten Blick vermuthen möchte. Und in der That giebt es eine Anzahl von Thieren, namentlich unter den Eingeweidewürmern, den Arachniden und auch wahrscheinlich den Insecten, in deren Eiern sich die Embryonalzellen ohne Hülfe eines Furchungsprocesses entwickeln. Schon Kölliker hat uns (Müller's Arch. 1843. S. 68) hierauf aufmerksam gemacht, aber erst die Untersuchungen von Wittich (ebendas. 1849. S. 139) haben uns diese Erscheinungen vollständig erkennen lassen. Wodurch in diesen Fällen die abweichende Bildungsweise der Embryonalzellen bedingt werde, wissen wir nicht. Jedoch das ist gewiß, daß die späteren Organisationsverhältnisse hierbei ohne Einfluß sind, da die Zellenbildung mit und ohne Dotterfurchung nicht selten sogar bei verschiedenen Arten derselben Gattung (z. B. Ascaris) neben einander vorkommen.

---

[1]) Aehnlich sind auch sonder Zweifel die von Wittich (a. a. O. S. 145) in dem befruchteten Fliegenei beobachteten Vorgänge, die derselbe als eine »partielle Dotterfurchung« auffaßt.

Digitized by Google

Die Embryonalzellenbildung ohne Furchungsproceß hat mit der gewöhnlichen freien Zellenbildung die größte Aehnlichkeit. Der Dotter nimmt in seiner ursprünglichen Form an derselben keinen Antheil. Wie der Nahrungsdotter bei den Thieren mit partieller Furchung, löst er sich auf, um alsdann die Rolle eines einfachen Cytoblastems zu übernehmen. Die Periodicität, die sonst die Bildung der Embryonalzellen so auffallend auszeichnet, fehlt in diesem Falle. Die Zellenbildung geschieht gleichzeitig an den verschiedensten Stellen der Dotteroberfläche und wird so lange fortgesetzt, bis der ursprüngliche Dotter vollständig verschwunden ist.

Die Genese dieser Zellen geht übrigens gleichfalls nach dem Typus der sogenannten Umhüllungskugeln vor sich. Zuerst entstehen die Kerne, solide helle Körper von rundlicher Form, um die sich sodann eine zähe, eiweißartige Masse mit einzelnen Fettmolekulen ablagert. Die spätere Zellenhaut bildet sich durch membranöse Verdichtung aus den Gränzflächen dieser Umhüllungssubstanz.

Bei den Thieren mit innerer Befruchtung beginnt die Bildung der Embryonalzellen meist schon während des Durchtrittes der Eier durch die Eileiter. In manchen Fällen ist sie bereits beendigt, wenn die Eier nach außen abgelegt werden (bei den Vögeln, beschuppten Amphibien und Knorpelfischen), in anderen hat sie dann eben erst ihren Anfang genommen (wie z. B. bei den Schnecken, wo die Veränderungen in den Eileitern bis zur Bildung der ersten Furchungskugel reichen).

So weit diese Veränderungen nun aber außerhalb des mütterlichen Körpers vor sich gehen, sind sie in einem hohen Grade von dem Einflusse der äußeren Umstände abhängig. Wenn diese den jedesmaligen Anforderungen nicht entsprechen, so werden die Erscheinungen, um die es sich hier handelt, wie die späteren Erscheinungen der Körperentwickelung mehr oder minder verlangsamt, unterbrochen oder selbst unmöglich gemacht. Unter den Agentien, die hier in Betracht kommen, steht die Temperatur des umgebenden Mediums oben an. Wie die Wärme überhaupt so mancherlei Vorgänge begünstigt, so ist sie auch ein wichtiges Beförderungsmittel der embryonalen Zellenbildung. Durch passende Regulation der äußeren Temperatur kann man die Furchung in den Eiern der Frösche, Fische, Schnecken u. s. w. um das Doppelte beschleunigen oder retardiren.

3. Der Aufbau des Embryo.

Mit der Entwickelung der Embryonalzellen ist die erste Periode in der Bildungsgeschichte der Thiere beendigt. Die Bausteine sind herbeigeschafft; es kommt jetzt ferner darauf an, sie in passender Weise zu den einzelnen Organen und Theilen zusammenzufügen. In der Regel schließt sich diese zweite Periode des Entwickelungslebens ohne zeitliche Grenzen an die erste an, es müßte denn sein, daß die Anforderungen, die sie, gleich der vorhergehenden, an die äußeren Verhältnisse stellt, nicht sogleich realisirt würden. So ist es z. B. bei den warmblütigen Eierlegern, den Vögeln, bei denen der Aufbau des Körpers dieselbe hohe Temperatur voraussetzt, unter der im mütterlichen Leibe vorher die Bildung der Embryonalzellen vor sich ging. Bis diese geboten wird, sei es nun durch die Wärme der brütenden Eltern, oder auf künstlichem Wege durch unsere Maschinen und Brutöfen, ruht das

Digitized by Google

Ei ohne Spur einer weiteren Entwickelung [1]). In anderen Fällen wird die Bildung des Embryo durch die Winterkälte unterbrochen [2]), besonders bei den Insecten, auch bei den Flußkrebsen, wenn diese — wie es bei mildem Wetter mitunter geschieht — ihre Eier schon vor Beginn des Winters ablegen.

Es kann hier natürlich nicht meine Absicht sein, die einzelnen, vielfach verschlungenen Züge der Körperentwickelung zu beschreiben, vielleicht auch gar die mancherlei eigenthümlichen Modificationen hervorzuheben, die je nach den bleibenden Organisationsverhältnissen in denselben sich kundthun. Es giebt in der Thierwelt bekanntlich eine größere Anzahl von Bildungstypen — und ein jeder hat seinen besonderen Bauplan; es giebt unzählige specifisch verschiedene Thierformen — und eine jede ist das, was sie darstellt, erst durch die Besonderheiten ihrer Entwickelung geworden. Nur mit einigen wenigen Worten will ich im Allgemeinen den Gang hier andeuten, den die Entwickelung des thierischen Körpers einschlägt.

Wir haben den Mechanismus, durch den allmälig der spätere Körper entsteht, bis dahin verfolgt, wo die erste eigenthümliche organische Bildung erreicht ist. Der früher gleichförmige Dotter ist in einen Zellenhaufen von indifferenter Form verwandelt. In diesem Zustande ist der Dotter eigentlich schon der Keim des späteren Wesens, schon Embryo, sogar bei vielen niederen Thieren bereits im Stande, eine freie und selbstständige Existenz zu beginnen. Man hat viel über den Anfang des thierischen Lebens gestritten, ihn bald in eine frühe, bald in eine späte Zeit verlegt. Die Antwort auf diese Frage mußte natürlich verschieden ausfallen, je nachdem man die charakteristischen Züge des Lebens in dieser oder jener einzelnen Erscheinung zu suchen sich berechtigt glaubte. Sehen wir indessen mit der heutigen Physiologie in dem, was wir Leben nennen, nichts Anderes, als eine gewisse Summe organischer Vorgänge, die planmäßig zu einem zusammenhängenden Systeme mit einander verbunden sind — ohne Rücksicht auf die Form des Erfolges —, so können wir nicht anstehen, den Anfang des Lebens von den ersten Zeichen der beginnenden Entwickelung her zu datiren. Der Embryo, der befruchtete Dotter lebt dann eben so gut, wie das freie und selbstständig bewegliche Thier, aber er lebt ein anderes Leben, mit anderen Erscheinungen und Leistungen, unter anderen Verhältnissen. Mit dem Augenblicke der Befruchtung wird der Dotter des Eies zu einem Geschöpfe, dessen Leben von da an bis zum Tode eine ununterbrochene Kette von mannigfach wechselnden Thätigkeiten und Zuständen in sich faßt. Mögen wir immerhin nach gewissen bedeutsamen Erscheinungen und Vorfällen die einzelnen Phasen dieses Lebens in engere oder weitere Abschnitte einschließen, in der Wirklichkeit sind sie alle ohne Grenzen zu einem gemeinsamen Ganzen unter sich verbunden.

Der embryonale Zellenhaufen, an den wir unsere weiteren Betrachtungen anknüpfen müssen, besteht nun aber nicht etwa aus lauter gleichmäßigen Elementen, sondern vielmehr, wie wir wissen, aus zweierlei Arten von Zel-

---

[1]) Höchst auffallender Weise bleibt — nach Bischoff's Untersuchungen — auch das Rehei nach der Dotterfurchung vier Monate lang ohne Spur einer weiteren Entwickelung im Uterus liegen.

[2]) Selbst da, wo dieses in der Regel nicht geschieht, kann man künstlich durch passende Behandlung eine solche Unterbrechung herbeiführen. So lassen sich z. B. die befruchteten Eier der Fische ohne Verlust ihrer Keimkraft monatelang bei niederer Temperatur in feuchtem Sande aufbewahren (vgl Compt rend. 1852. Apr.).

Digitized by

len, die sich durch Größe und Aussehen von einander unterscheiden. Die kleineren, die in ihrer Entwickelung voraus sind, bilden die Rindenschicht des Keimes, während die weniger entwickelten größeren Zellen den centralen Kern desselben zusammensetzen. Diese Verschiedenheit, auf die wir schon früher aufmerksam gemacht haben, ist für die späteren Vorgänge der Körperbildung von größter Bedeutung. Beiderlei Zellengruppen werden je zum Aufbau einer besonderen Organenreihe verwendet. Aus den Zellen der Rindenschicht entstehen die Körperwände des späteren Thieres mit ihren verschiedenen Gewebstheilen und Anhängen, aus den Zellen des centralen Dotters die inneren Eingeweide, das Darmsystem mit seinen einzelnen Theilen. In der Regel bezeichnet man die erstere dieser Zellenschichten mit dem Namen der animalischen Zellenschicht (oder serösen), die anderen mit dem der vegetativen (oder mucösen). Wir wollen diese Benennungen beibehalten, da sie in der That die Beziehungen der betreffenden Zellenschichten zu den Organengruppen, die später aus ihnen hervorgehen, im Allgemeinen ganz treffend bezeichnen. Während die Metamorphose der inneren Zellenmasse auf die Production der nutritiven Organe beschränkt bleibt, sind es vor allen anderen die mannigfachen Organe des animalischen Lebens im engeren Sinne, Haut, Muskeln, Skelet, Nerven, Sinnesorgane, die aus der Rindenschicht des embryonalen Zellenhaufens sich hervorbilden. Wenn man hieraus nun aber noch weiter geschlossen hat, daß jene beiden Schichten von Anfang an nur die Keime für eine physiologisch zusammenhängende Organengruppe enthielten, daß die Sonderung derselben vielleicht schon das erste Zeichen jener functionellen Gliederung sei, die wir im ausgebildeten Körper beobachten, so müssen wir das als eine unbewiesene, ja sogar als eine entschieden falsche Vorstellung zurückweisen. Es giebt zahlreiche Thiere, in denen auch gewisse Organe des vegetativen Lebens aus der äußeren Keimschicht entstehen. Namentlich gilt dieses für die Kiemen, die bekanntlich so häufig aus dem Inneren des Leibes auf die Körperoberfläche emporrücken und in solchen Fällen beständig gleich den übrigen äußeren Anhängen aus der sogenannten animalischen Zellenschicht sich entwickeln. Offenbar ist es nicht der functionelle Werth der einzelnen Organe, der ihre Abstammung aus der einen oder anderen Keimschicht rechtfertigt, sondern die Lage derselben. Die peripherische Keimschicht entspricht den peripherischen Körperorganen, während die Centralmasse des Keimes die erste Anlage der Achsengebilde, des Darmcanales mit seinen Anneren, repräsentirt. Durch das Auseinanderweichen dieser beiden Schichten entsteht die spätere Leibeshöhle, in der dann nicht selten noch mancherlei besondere Organe (Herz [1]) u. a.) in selbstständiger Weise ihren Ursprung nehmen.

Auch in den Eiern mit partieller Furchung bilden sich diese beiden Keimschichten; hier aber natürlich nicht in der ganzen Ausdehnung des Dotters, sondern nur an einer beschränkten Stelle, so weit die Furchung reicht. Die Schichten erscheinen hier als scheibenförmige Blätter, die dem sogenannten Nahrungsdotter aufliegen, späterhin denselben auch vielleicht vollständig umwachsen. Sehr ähnlich verhalten sich die Säugethiere, obgleich ihr Dotter einen totalen Furchungsproceß durchmacht. Die Entwickelungsgeschichte

[1]) Bei den höheren Wirbelthieren ist die erste Anlage des Herzens und der großen Gefäße ebenso flächenhaft, wie die der animalischen und vegetativen Gebilde. Die Zahl der Keimschichten wird dadurch dann um eine dritte, die sogenannte Gefäßschicht, die zwischen den beiden anderen liegt, vermehrt.

Digitized by Google

dieſer Thiere zeigt überhaupt eine Menge von eigenthümlichen Zügen, die ſich bei näherer Ueberlegung freilich wohl alle als phyſiologiſch nothwendig ergeben möchten. Die Eier der Säugethiere ſind bekanntermaßen mit einer äußerſt geringen Menge von Bildungsmaterial verſehen, die kaum einmal hinreicht, den Furchungsproceß bis zu Ende zu führen. Was andere Thiere gleich von Anfang an in ihrem Dotter mitbringen, wird ihnen erſt während der Entwickelung allmälig von der Mutter geliefert. Natürlich läßt ſich ſolches aber nicht ohne Weiteres realiſiren: es bedarf dazu einer Menge beſonderer Einrichtungen, die eben ſowohl die mütterlichen Organe, als auch den Keim und Embryo betreffen und der Entwickelungsgeſchichte dieſer Geſchöpfe einen eigenthümlichen Typus aufprägen. Und zu den einzelnen Zügen dieſes Typus gehört es denn auch, wenn wir ſehen, daß das Zellenmaterial, welches durch den Furchungsproceß des Säugethierdotters gewonnen iſt, nicht ohne Weiteres, wie bei den übrigen Thieren zum Aufbau des Embryo, ſondern zunächſt nur zur Bildung einer geſchloſſenen Hohlkugel, der ſogenannten Keimblaſe, verwendet wird. Dieſe Keimblaſe, die nach der Furchung die Stelle des Dotters vertritt und bei der relativen Größe ihrer Oberfläche eine verhältnißmäßig ganz beträchtliche Menge von Bildungsſubſtanz auf endosmotiſchem Wege in ſich aufnimmt, verhält ſich nun ähnlich, wie der Dotter bei den Thieren ohne Dotterfurchung. Durch Neubildung von Zellen entſteht an irgend einer Stelle der Keimblaſe eine ſcheibenförmige Verdickung, der ſogenannte Embryonalfleck, in dem man nach einiger Zeit dieſelben über einander liegenden Blätter unterſcheiden kann, wie in der Keimſcheibe der Thiere mit partieller Dotterklüftung[1]), namentlich der verwandten Vögel und beſchuppten Amphibien.

Die hiſtologiſchen Verſchiedenheiten der beiden Keimſchichten reſultiren zum Theil, wie wir uns oben überzeugt haben, aus der verſchiedenen Schnelligkeit, mit der die elementaren Beſtandtheile derſelben ihre Metamorphoſen durchlaufen. Die Zellen der animaliſchen Keimſchicht ſind in ihrer Entwickelung den Zellen der vegetativen Schicht vorausgeeilt. Daſſelbe gilt auch für die ſpäteren Phaſen der Entwickelung, und ſo kommt es denn, daß die peripheriſchen Theile des Embryo im Allgemeinen früher entſtehen, als die inneren Eingeweide. Die äußeren Leibeswandungen ſind ihrer Hauptmaſſe nach ſchon zu einer Zeit gebildet, in der die Umformung der vegetativen Keimſchicht in dem Darmcanal vielleicht erſt eben begonnen hat.

Bei den niederen Thieren (den Strahlthieren, den meiſten Würmern

[1]) Die Blätter der Keimſcheibe haben auch bei den Säugethieren in der Regel die gewöhnliche Lagerung. So wenigſtens bei dem Hunde, dem Kaninchen, den Wiederkäuern (vgl. Biſchoff, Entwickelungsgeſchichte des Menſchen und der Säugethiere). Indeſſen giebt es auch Ausnahmen, und zu dieſen gehört namentlich, wie neuerlich von Biſchoff und mir beobachtet wurde (Entwickelungsgeſchichte des Meerſchweinchens, S. 36), das Meerſchweinchen. Das vegetative Blatt iſt hier nach außen, das animaliſche nach innen gelegen: der Embryo entſteht nicht auf der äußeren Fläche der Keimblaſe, ſondern der inneren. Gewiß iſt dieſer Umſtand höchſt auffallend, allein teleologiſch möchte er ſich wohl rechtfertigen laſſen, da die Zona der Meerſchweinchencier nach vollendeter Furchung verſchwindet, ohne — wie etwa bei den Kaninchen — von einer Eiweißhülle oder ſonſt einem Schutzapparate erſetzt zu werden. Uebrigens giebt es hier und da auch ähnliche Verſchiedenheiten, z. B. unter den Blaſenwürmern, bei denen die ungeſchlechtliche Vermehrung durch Knospenbildung bald auf der äußeren Fläche der Blaſe (Coenurus), bald auf der inneren (Echinococcus) ſtattfindet.

Digitized by Google

u. a.) geschieht diese Metamorphose zu derselben Zeit in allen einzelnen Theilen der Keimschichten. Die Entwickelung dieser Geschöpfe ist eine allseitige Entwickelung, bei der der Embryo mit seiner ganzen Leibesoberfläche auf einmal entsteht. Der Keim verliert seine ursprüngliche sphärische Form; er nimmt durch Abplattung oder Längsstreckung, wie es die späteren Verhältnisse verlangen, eine scheibenförmige oder cylindrische Gestalt an; die peripherische Keimschicht verwandelt sich in die Wandungen des Leibes, die centrale Keimmasse, die den Veränderungen der äußeren Form gefolgt ist, in den Darmcanal — und ein neues Geschöpf hat seinen Ursprung genommen. Fehlen ihm auch vielleicht noch mancherlei äußere und innere Organe, sind die vorhandenen auch vielleicht noch nicht von ihrer späteren Form und Entwickelung, die einzelnen Gewebe noch nicht gehörig ausgebildet und von einander unterschieden, so kann doch das neue selbstständige Geschöpf, mit den wesentlichsten Attributen einer animalischen Lebensform, nicht länger verkannt werden.

Bei den übrigen Thieren geht die Entwickelung des Körpers von einer beschränkten Stelle des Keimes aus. Es entsteht hier zunächst ein sogenannter Primitivtheil (nota primitiva), der bei den Arthropoden die Anlage der Bauchfläche, bei den Wirbelthieren die des Rückens darstellt und erst allmälig, während der späteren Entwickelung, in die geschlossenen Wandungen des Körpers und Darmes sich umbildet. Bei den Arthropoden und den meisten niederen Wirbelthieren geschieht dieses dadurch, daß der Primitivtheil allmälig den ganzen übrigen Dotter umwächst, bei den Cephalopoden, den Plagiostomen, beschuppten Amphibien, Vögeln und Säugethieren aber dadurch, daß er sich allmälig von demselben abschnürt. Bei beiden ragt Anfangs der Rest des Dotters, der an der ersten Anlage keinen Antheil nimmt, dem kahnförmigen Primitivtheil gegenüber in Form eines gewaltigen Bruchsackes nach außen hervor, aber nur bei den letzteren wird dieser Dottersack zu einem förmlichen Anhangsgebilde des Embryo. Er verwandelt sich hier allmälig in die sogenannte Nabelblase (vesicula umbilicalis), die durch Hülfe eines kürzeren oder längeren, dickeren oder dünneren Stieles (des Nabelstrangs, funiculus umbilicalis) mit dem Körper des Embryo an derjenigen Stelle zusammenhängt, die dem Primitivtheile diametral gegenüberliegt.

So verschieden nun übrigens auch diese beiden Bildungsweisen des Embryo mit und ohne Primitivtheil in ihren Extremen erscheinen, so läßt sich doch nicht behaupten, daß sie ohne Vermittlung neben einander ständen. Es giebt Fälle, von denen man in der That nicht weiß, ob man sie der einen oder anderen Gruppe hinzurechnen soll. Zu ihnen gehören namentlich die Gasteropoden und andere Mollusken. Allerdings schreibt man diesen Thieren gewöhnlich einen Primitivtheil zu, aber der Primitivtheil derselben ist nicht, wie sonst, eine zusammenhängende Masse, sondern in eine Anzahl kleinerer Bildungsherde zerfallen, die an verschiedenen Stellen des Keimes zertheilt sind und erst im Laufe der Entwickelung allmälig zusammenfließen. Denken wir die Zahl dieser primitiven Bildungspunkte noch weiter vergrößert oder auch nur den Keim, an dem sie zum Vorschein kommen, verkleinert, so wird sich schon die erste Anlage des Embryo fast gleichmäßig über die ganze Dotteroberfläche verbreiten, die Entwickelung desselben in Nichts sich von einer allseitigen Entwickelung unterscheiden lassen.

Ob der Embryo auf die eine oder andere Weise entstehe, scheint uns auch wirklich weniger von dem Typus des späteren Baues, als vielmehr

Digitized by Google

vorzugsweise von den räumlichen Verhältnissen des Dotters bedingt zu sein. Die Thiere mit allseitiger Entwickelung sind durchweg zugleich diejenigen, deren Dotter das kleinste Volumen besitzt, bei denen der Primitivtheil also auch sogleich bei seiner ersten Anlage ohne Weiteres den Dotter umwachsen kann. Unter den Kiemenwürmern kommen außer den Arten mit allseitiger Entwickelung (nach Kölliker) auch solche mit Primitivstreif vor, und die Eier der letzteren sind zugleich die größeren, wie schon daraus hervorgeht, daß ihre Embryonen auf einer weit späteren Bildungsstufe geboren werden. Den Primitivtheil der Säugethiere wird man nicht gegen diese Auffassung anführen können. Die Eier derselben sind trotz ihrer Kleinheit nicht nur von Anfang an noch immer viel größer, als die der niederen Wirbellosen, sondern auch inzwischen durch Nahrungsaufnahme von außen um ein sehr Ansehnliches gewachsen.

Die Motive der einen oder anderen Embryonalbildung fallen hiernach so ziemlich mit denen der zweierlei Furchungsarten zusammen, und deshalb wird es uns denn auch nicht wundern, wenn wir in der Verbreitung dieser beiden Vorgänge eine große Uebereinstimmung auffinden. Die Thiere mit partieller Dotterfurchung entwickeln sich ohne Ausnahme mit einem Primitivtheil, der sich überdies im Allgemeinen um so schärfer gegen den Dottersack absetzt, je kleiner verhältnißmäßig die Stelle ist, auf welche die Furchung beschränkt bleibt. Die Cephalopoden, Plagiostomen, beschuppten Amphibien und Vögel (die Säugethiere haben wir in dieser Beziehung schon oben gewürdigt), die als Embryonen eine Nabelblase besitzen, sind bekanntlich auch diejenigen Thiere, die durch die Größe ihres Nahrungsdotters alle anderen übertreffen.

Die Nabelblase selbst ist im Wesentlichen nichts Anderes, als der sogenannte Nahrungsdotter, der über die Bedürfnisse der ersten Körperbildung hinausreicht. Aber dieser Ueberschuß geht dem Embryo natürlich nicht verloren. Gleich dem früheren Bildungsmaterial wird er allmälig in den Leib desselben aufgenommen und zur weiteren Ausbildung, wie zur Vergrößerung der einzelnen Organe verwendet. Es geschieht diese Aufnahme zum Theil durch Hülfe besonderer Gefäße (vasa omphalo-mesaraica), die aus dem Embryo hervorteten und den sogenannten Dotterkreislauf unterhalten: eine Einrichtung, die sich übrigens nicht ausschließlich auf die Embryonen mit einer Nabelblase beschränkt, sondern hier und da auch (z. B. bei den Knochenfischen) schon in solchen Fällen sich findet, wo ein vorübergehender Dottersack von einem größeren Volumen vorkommt. Auch bei den Embryonen mit einer Nabelblase wird dieser Dotterkreislauf schon zu einer Zeit gebildet, in der sich das überschüssige Nahrungsmaterial noch nicht zu einem besonderen Fötalorgane abgeschnürt hat. Die Ausbildung dieses Resorptionsapparates richtet sich im Allgemeinen nach der Größe des Dottersackes und ist namentlich bei den Vögeln (vgl. Courty, Annal. des scienc. natur. 1848. T. IX. p 30) und Reptilien sehr bedeutend [1]).

So weit wir bisher die Entwickelungsgeschichte der Thiere verfolgt haben, erscheint sie uns als eine fortgesetzte Differenzirung aus einer Anfangs gleichförmigen Masse. Der Embryo entsteht nicht

[1]) Aehnliche zottenförmige Verlängerungen der Dottergefäße, wie sie hier zur Vergrößerung der Resorptionsfläche vorkommen, finde ich übrigens auch bei den Embryonen von Anableps, die sich gleichfalls durch eine verhältnißmäßig sehr beträchtliche Größe ihres Dottersackes auszeichnen.

Digitized by

plötzlich und mit einem Male, sondern durch eine Reihe von successiven Veränderungen, die allmälig aus einander hervorgehen und die Kluft ausfüllen, die zwischen der Einfachheit der ersten Bildung und der verwickelten Organisation des späteren Körpers gelegen ist. Dieselbe allmälige Differenzirung charakterisirt auch die späteren Perioden der Entwickelungsgeschichte. Leibeswand und Darmcanal, die sich als Fundamentalorgane zunächst aus den Keimschichten hervorgebildet haben, verhalten sich zu den gleichnamigen späteren Körpertheilen Anfangs nur wie eine grobe Skizze, die erst im Lauf der weiteren Entwickelung bis ins Einzelne ausgeführt wird. Erst allmälig treten an diesen Gebilden jene mannigfachen Gliederungen hervor, die sie späterhin so auffallend auszeichnen; erst allmälig entwickeln sich an ihnen jene einzelnen Anhangsorgane, die wir unter der Form der Extremitäten, Greifapparate, Kiemen, Lungen, Leber u. s. w. als wichtige Werkzeuge des Lebens bei den ausgebildeten Thieren vorfinden. Und alle diese Theile und Organe bieten uns einzeln in ihrem Entwickelungsgange wiederum das Bild einer allmäligen Differenzirung. Anfangs kleine und unförmliche Massen, nehmen sie unter fortwährendem Wachsthum immer mehr und immer deutlicher den Charakter ihrer späteren Bildung an.

Man hat die Entwickelung des thierischen Körpers nicht selten mit der Bildungsweise unserer Kunstwerke verglichen, mit der sie in der That auch eine oberflächliche Aehnlichkeit hat. Aber die organische Entwickelung ist keine Zusammenfügung von fertigen Theilen, keine Gestaltung an einem ruhenden Materiale, wie diese, sondern nur der äußere summatorische Ausdruck für eine fortdauernde innere Veränderung. Während sich allmälig die Form des Körpers und der einzelnen Körpertheile ausprägt, geht auch mit der Bildungssubstanz selbst eine Umwandlung vor sich, eine *histologische Differenzirung*, die Schritt für Schritt die morphologische begleitet.

Die erste Anlage der Organe besteht, wie die des ganzen Keimes, aus zelligen Gebilden ohne wesentliche Unterschiede im Bau und Aussehen. Aber unter den einfachen Umrissen der Zelle verhüllen sich mancherlei verschiedene Elemente, die jenseits des gemeinsamen Durchgangspunktes in sehr differente Gestaltungen aus einander weichen. So wie die sphärische Form des Dotters in mannigfacher Entfaltung allmälig zu den heterogensten Bildungen hinführt, so verwandelt sich auch die Zelle allmälig in jene zahlreichen Gewebstheile, die in künstlicher Verschlingung das Parenchym der einzelnen Organe bilden und durch die Besonderheiten ihres Baues und ihrer Thätigkeiten in letzter Instanz bekanntlich den functionellen Werth derselben bestimmen.

Zwischen den ersten Regungen der gestaltenden Kräfte und dem Endziel der Entwickelung liegt also bei den Thieren eine ganze lange Reihe von vorübergehenden Zuständen und Bildungen, von denen eine jede Gesetz und Bedingung wird für eine folgende. *Die vollendete Organisation ist das Product einer Metamorphose*, die bei den einzelnen Thierformen allerdings je nach dem späteren Typus in Ansehen, Art und Ausdehnung gar manchmal wechselt, in ihren allgemeinsten Zügen aber dennoch eine unverkennbare Uebereinstimmung kundgiebt. Durch eine successive Reihe der mannigfachsten Entfaltungen legt sich der einfache Keim allmälig in einen kunstvoll gegliederten Organismus aus einander.

Wenn wir die Art dieser Metamorphose im Speciellen berücksichtigen, so will es uns hier und da bedünken — und namentlich gilt dieses für die höheren Thierformen —, daß dieselbe nicht immer in einfacher Weise, geraden Weges, zu ihrem Endziel hinführe. Wir treffen in der Entwickelungs-

Digitized by Google

geschichte des ganzen Körpers, wie der einzelnen Theile nicht selten auf gewisse Bildungen, die zu der Form der späteren Organe und Lebensverhältnisse keine Beziehung haben, auch vor der Geburt vielleicht schon wieder verschwinden, die also außerhalb des eigentlichen Entwickelungsplanes zu stehen scheinen. Die Erklärung dieser eigenthümlichen Thatsache ist indessen keineswegs so hoffnungslos, als es auf den ersten Blick vielleicht erscheinen möchte. Zunächst müssen wir nur bedenken, daß wir die Gesetze des Gestaltungsprocesses überhaupt bis jetzt nur wenig kennen, daß es uns also auch vielleicht noch einmal gelingen wird, manche jener embryonalen Bildungen als morphologisch nothwendige Zwischenglieder in die Entwickelungsreihe gewisser Organe einzuschalten. Wissen wir doch auch von den chemischen Vorgängen des organischen Lebens, daß die Verwandlung des einen Körpers in einen anderen nicht selten mit Spaltungen in mehrere Producte verbunden ist, von denen vielleicht nur das eine zu jenem späteren Stoffe hinführt, während die übrigen als unbrauchbare Glieder aus dem Getriebe des Lebens allmälig entfernt werden.

Wir dürfen ferner nicht vergessen, daß die Vorgänge der Gestaltbildung nicht etwa völlig in sich abgeschlossen sind, sondern, wie das spätere Leben, nur durch eine beständige Wechselwirkung der einzelnen Theile sowohl unter einander, als auch mit der Außenwelt vor sich gehen. So verschieden nun aber die äußeren Lebensverhältnisse eines Embryo von denen eines selbstständigen Thieres sind, eben so verschieden müssen in beiden Fällen auch die Organe erscheinen, die für solche Zwecke bestimmt sind.

Begreiflicher Weise ist es zunächst die Körperoberfläche des Embryo, die sich der Einwirkung der äußeren Agentien aussetzt und dadurch sich vor allen anderen Organen zur Vermittelung des Wechselverkehrs mit der Außenwelt eignet. Sie übernimmt vor allen Dingen den Respirationsproceß des Fötus[1]), ohne dessen Beihülfe kein Thier sich entwickeln kann (Baudrimont et St. Ange, Compt. rend. 1844. T. XIX. p. 155), fungirt daneben aber auch in vielen Fällen zugleich als Nahrungsorgan. So namentlich bei den Säugethieren und in geringerem Maße bei den übrigen lebendig gebärenden Arten — die Eier der viviparen Schlangen und Eidechsen nehmen nach meinen Beobachtungen während ihres Aufenthaltes in den Eileitern reichlich um das Doppelte ihres früheren Gewichtes[2]), die der viviparen Plagiostomen, wie schon J. Davy bemerkte, fast um das Dreifache[3]) zu —, selbst bei jenen Thieren, deren Eier (Schlangen, Eidechsen) nur eine längere Zeit in den Leitungsorganen sich aufhalten oder in besonderen Brutapparaten sich entwickeln[4]).

Wo nun aber diese Körperhaut mit ihrer verhältnißmäßig nur geringen Absorptionsfläche für die Bedürfnisse des Embryo nicht ausreicht, da bilden sich besondere provisorische Organe, die nach der Geburt vielleicht für

---

[1]) Daß die embryonale Entwickelung auch mit einer Wärmeproduction verbunden ist, wird durch die Beobachtungen von v. Bärensprung (Müller's Arch. 1851. S. 132) außer Zweifel gestellt.

[2]) Bei den Eiern von Coronella laevis z. B. steigt das Gewicht allmälig von 1,5 auf 3,2 Gr.

[3]) Die Eier des Zitterrochen wiegen Anfangs etwa 11,4 Gr., nach vollständiger Entwickelung des Embryo aber 30 Gr.

[4]) Nach Rathke sind die Bruttaschen der Isopoden, Syngnathiden u. a. mit einer eiweißhaltigen Flüssigkeit gefüllt.

Digitized by Google

die ferneren Lebenszwecke nicht weiter verwendet werden können, einstweilen aber dem jungen Thiere noch nöthiger sein möchten, als der gesammte übrige Organencomplex seines Leibes, der erst auf eine spätere Zeit berechnet ist. Wir haben oben schon gelegentlich ein solches provisorisches Gebilde kennen gelernt, die Keimblase der Säugethiere, die schon früh, noch vor der Anlage des eigentlichen Fötus aus dem embryonalen Zellenhaufen entstanden ist. Als Hohlkugel besitzt die Keimblase natürlich eine sehr viel beträchtlichere Oberfläche, als sie der Embryo haben könnte, der geraden Weges vielleicht aus dem Zellenmaterial derselben hervorgegangen wäre; sie wird dem jungen Thiere also auch eine weit beträchtlichere Zufuhr von Nahrungsstoffen sichern. Wenn der Embryo nun aber mit der Zeit an Größe zunimmt, wenn allmälig seine Bedürfnisse (in geradem Verhältniß zur Volumzunahme) steigen, dann wird endlich auch die Keimblase nicht mehr ausreichen. (Als eine Fläche wächst sie natürlich bei der Vergrößerung nur im Quadrat, die Körpermasse aber — mit dem Bedürfnisse — im Volumen.) Durch schnelleres und excessives Wachsthum, durch Längsstreckung u. s. w. (durch Mittel, die eine Flächenvergrößerung im Gefolge haben) läßt sich dieser Zeitpunkt allerdings hinausrücken, aber endlich wird er doch ein Mal eintreten, es müßte sonst sein, daß inzwischen schon, wie bei den Beutelthieren, die Geburt erfolgte.

Unter solchen Umständen entsteht nun die physiologische Nothwendigkeit einer neuen provisorischen Einrichtung. Es bildet sich zur Nahrungsaufnahme, wie zur Vermittlung der Athmung ein eigener Gefäßapparat, der über der Eihaut sich ausspannt und durch zunehmende Entwickelung (Vergrößerung seiner Oberfläche) den immerfort wachsenden Bedürfnissen des embryonalen Lebens sich anpaßt. Ein besonderes Gebilde, das wir schon bei einer früheren Gelegenheit mehrfach erwähnt haben, die Allantois, die aus dem hinteren Ende des immer noch kahnförmigen Leibes hervorwächst, übernimmt es, die Gefäße (die Vasa umbilicalia) aus dem Embryo zur Eihaut hinzuleiten. Durch rasche Vergrößerung erreicht dieselbe ziemlich bald die Innenfläche der Eihaut, an die sie zunächst sich anlegt, um später damit zu verwachsen und so ihre Gefäße auf dieselbe hinüberzuleiten.

Bei den meisten Säugethieren, namentlich den kleineren Arten, den Nagern, Fleischfressern, auch bei den Menschen, bleibt diese Gefäßentwickelung auf eine bestimmte kleinere und größere Stelle der Eihaut beschränkt, führt aber hier zur Bildung eines besondern scheiben- oder gürtelförmigen Organes, des sogenannten Fruchtkuchens (placenta foetalis). Die meisten Wiederkäuer besitzen eine größere Menge von kleineren Placenten (sogenannte Cotyledonen), die über der Eihaut sich vertheilen, während endlich bei den größten Säugethieren (den Kameelen, Pferden, Dickhäutern, Wallfischen) die ganze Oberfläche des Eies in gleichmäßiger Weise von zahlreichen und ansehnlichen Gefäßen durchsetzt wird. Die Bedeutung dieses Gefäßapparates wird noch dadurch erhöht, daß gleichzeitig auch die Innenfläche des Uterus mitsammt ihren Gefäßen, soweit sie mit den gefäßreichen Stellen der Eihaut in Berührung ist, in eigenthümlicher Weise zu dem sogenannten Mutterkuchen (placenta materna) sich entwickelt [1]), zu einem Gebilde, welches

[1]) Bei dem Meerschweinchen, dessen Eihülle nach vollendeter Dotterfurchung verschwindet, tritt die Keimblase nach meiner Entdeckung (Bergmann u. Leuckart, Vergl. Anat. und Physiol. S. 630) schon vor der Bildung des Embryo in eine Gefäßverbindung mit dem Uterus, die später durch Entwickelung des Allantois-

Digitized by Google

mit dem Fruchtkuchen in eine sehr innige Verbindung tritt, ohne jedoch geradezu mit demselben zu verschmelzen. Die unmittelbare Folge dieser Anordnung ist ein äußerst lebhafter endosmotischer Austausch zwischen dem embryonalen und mütterlichen Blute.

Bei den meisten übrigen lebendig gebärenden Thieren kommt es eben so wenig, wie (nach Owen, Philos. Transact. 1834. T. II. p. 336) bei den Beutlern zur Bildung eines solchen Apparates. Die Ansprüche, welche dieselben während der Entwicklung an ihre Mutter machen, sind schon wegen der Größe ihres Dotters viel geringer und werden sich meistens ohne einen näheren Zusammenhang zwischen Embryo und Fruchthälter erfüllen lassen. Die Eier derselben bleiben lose im Uterus und ohne Gefäßentwickelung auf der Eihülle. Nur in einigen wenigen Fällen kehrt eine Placentarbildung wieder, unter den Fischen bei manchen Haien, Carcharias, Mustelus laevis (vergl. J. Müller, über den glatten Hai des Aristoteles), und unter den Mollusken bei den Salpen (vergl. Sars, Fauna littor. Norveg. I. p 74, Krohn, Annal. des sciences natur., 1846. T. VI. p. 119, Vogt, Bilder aus dem Thierleben, S. 81). In beiden Fällen hat die Placenta eine scheibenförmige Gestalt, wie bei den meisten Säugethieren. Aber sie ist keine Allantoisplacenta, wie hier, sondern (bei dem Mangel einer Allantois) eine Dotterplacenta, die durch Hülfe des Dottersacks und der Dottergefäße gebildet wird, sich aber sonst sehr ähnlich verhält, wie die der Säugethiere. Namentlich gilt dieses für die Placenta der Haifische, die in einem förmlichen Uterus befestigt ist, während die Salpen, deren Geschlechtsorgane eine sehr eigenthümliche Bildung haben (Vogt), in dieser Hinsicht einige Verschiedenheiten darbieten. Nichtsdestoweniger fehlt aber auch hier ein jeder directer Zusammenhang zwischen dem mütterlichen und fötalen Blute.

Uebrigens sind die Säugethiere doch nicht die einzigen Geschöpfe mit einer Allantois und einem Allantoiskreislauf. Außer ihnen besitzen auch die Vögel und beschuppten Amphibien eine solche provisorische Einrichtung, in den meisten Fällen jedoch nur zur Vermittlung des Athmungsprocesses. Bei den lebendig gebärenden Arten mag der beständige Blutwechsel in der Allantois, die sich unter der Eihaut ausbreitet, freilich auch wohl die Nahrungsaufnahme erleichtern und beschleunigen, aber jedenfalls bleibt der physiologische Werth eines einfachen Allantoiskreislaufes in dieser Hinsicht weit hinter dem einer Placentarbildung zurück.

Bei den Thieren mit Allantois findet sich ganz constant noch ein anderes provisorisches Organ, das sogenannte Amnion oder die Schafhaut, eine häutige gefäßlose Blase, die den Embryo von allen Seiten einhüllt. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß dieses Gebilde ein Schutzorgan des Embryo darstellt. Es isolirt die Oberfläche des embryonalen Körpers und verhindert dadurch eine Verwachsung mit der gefäßreichen Allantois.

In anderen Fällen bilden sich zur Vermittlung des embryonalen Respirationsprocesses förmliche provisorische Kiemen, die auf der äußeren Körperoberfläche hervorragen und vor der Geburt schon wieder verloren gehen. So namentlich bei den Plagiostomen (Fr. S. Leuckart, über die äußeren Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien) und einer Anzahl nackter Amphibien (Alytes, Pipa, Salamandra atra). Auch der Flimmerüberzug, der u. a. das bekannte Drehen der Schneckenembryonen bewirkt, möchte

---

kreislaufes zum Mutterkuchen wird. Vgl. Bischoff, Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens.

Digitized by

wohl hierher zu rechnen sein. Es ist wenigstens unverkennbar, daß diese Ausrüstung zu einer Erleichterung des Respirationsprocesses dient, da der Embryo durch die Action derselben mit immer neuen Theilen der umgebenden Flüssigkeiten und Hüllen in Berührung kommt.

Geburt und Larvenleben.

Ob ein Thier Eier legt, oder dieselben bis zum Ausschlüpfen der Jungen im Inneren behält und eine lebendige Brut gebiert, wird beständig von gewissen äußeren und inneren Bedingungen abhängig sein. Die größere Mehrzahl der Thiere besteht aus eierlegenden Geschöpfen; wir dürfen daraus entnehmen, daß das Ablegen der Eier uns gewissermaßen die Normalform der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Thieren vorführt. Daß diese Fortpflanzungsweise mit gewissen mechanischen Vortheilen verbunden ist, kann unmöglich verkannt werden. Die Eier und Embryonen sind eine Last, die das Gewicht des mütterlichen Körpers vergrößern, die Bewegungen vielfach hemmen und erschweren. Es liegt im Interesse des thierischen Lebens, diese Last möglichst bald zu entfernen. Aber es giebt Fälle und Verhältnisse, in denen das unmöglich ist, ohne die Existenz der Nachkommen zu gefährden. Vielleicht bedarf das junge Thier zu seiner Entwickelung und seinem selbstständigen Leben einer größeren Menge von Nahrungsmaterial, als der Mutter bei der Bildung der Eier zu Gebote stand, vielleicht bedarf dasselbe (aus irgend welchen Gründen) eines besonderen Schutzes, wie es nur im Mutterleibe ihn findet. In solchen Fällen, wo die früheren Vortheile gegen andere größere zurücktreten, wird das Ei im Inneren des mütterlichen Leibes verweilen, um erst späterhin als ein selbstständiges Wesen geboren zu werden. Wir brauchen nur auf die Gruppen der Säugethiere und Vögel zu verweisen, um die Richtigkeit unserer Behauptung in das rechte Licht zu stellen. Die Vögel würden, wie schon Tiedemann hervorhebt, im Zustande der Schwangerschaft außer Stande sein zu fliegen, damit die Fähigkeit verlieren, das Material für ihre eigene Unterhaltung und die Production einer Nachkommenschaft herbeizuschaffen, mit anderen Worten aufhören müssen als Vögel zu existiren. Ebenso undenkbar ist es, daß die Säugethiere bei der Kleinheit ihrer Eier (die wir früher S. 881 als nothwendig für ihre numerische Integrität kennen gelernt haben) eierlegend sein könnten. Allerdings wissen wir, daß die Ausstattung der Eier mit einer ausreichenden Menge von Bildungsmaterial kein unumgängliches Requisit für die geschlechtliche Fortpflanzung ist, aber ein Larvenleben, das im Gefolge einer unvollständigen Ausstattung der Eier auftritt, dürfte für die Säugethiere, als warmblütige Geschöpfe, physiologisch unmöglich sein.

Die Nothwendigkeit der einen oder anderen Fortpflanzungsweise liegt nun freilich nicht in allen Fällen so nahe, wie hier, mag auch wirklich vielleicht nicht überall so zwingend sein; allein das kann die Wahrheit unserer Behauptung nicht beeinträchtigen. Schon der Umstand, daß mit der Aufbewahrung der Eier im mütterlichen Leibe der jungen Brut ein größerer Schutz wird, mag häufig ein hinreichendes Motiv für das Lebendiggebären abgeben. Daher erklärt es sich denn auch, daß die verwandtesten Formen nicht selten durch die Art ihrer Fortpflanzung sich von einander unterscheiden (vgl. Fr. S. Leuckart, über lebendig gebärende Amphibien und lebendig gebärende kaltblütige Thiere überhaupt in den Zool. Bruchstücken II. S. 1), daß es selbst Thiere giebt, die ohne besondern Unterschied bald Eier legen,

Digitized by Google

bald auch lebendige Junge gebären [1]) (wie z. B. die Arten des Genus Mesostomum unter den Plattwürmern).

Uebrigens darf man nicht glauben, daß die eierlegenden Thiere und die lebendig gebärenden ohne alle Vermittlung neben einander ständen. Die Zeit, in der die Eier gelegt werden, ist äußerst verschieden. Bald geschieht dieses, wie wir schon wissen, vor dem ersten Anfang der Entwickelung oder selbst vor der Befruchtung, bald nach vollendeter Dotterfurchung (Vögel, Schildkröten, Knorpelfische), bald aber auch später, nachdem der Embryo sich bereits mehr oder minder weit entwickelt hat (Eidechsen und Schlangen).

Dazu kommt, daß die Eier nicht selten nach dem Legen nochmals in besondere Bruttaschen hineingelangen und hier bis zur vollendeten Entwickelung verweilen, daß es also Thiere giebt, die gewissermaßen einmal als Eier und sodann als lebendige Junge geboren werden. So ist es unter andern bei den Amphipoden und Isopoden unter den Krebsen, bei den Syngnathiden unter den Fischen, bei Pipa unter den Fröschen. Selbst die Beutler unter den Säugethieren müssen wir hier anführen, obgleich dieselben schon zum ersten Male als Junge, freilich nur als äußerst kleine und unentwickelte Geschöpfe (die neugeborenen Jungen des Riesenkänguruh wiegen kaum 1,3 Gr.) geboren werden.

Der Aufenthalt in einer Bruttasche ist im Wesentlichen von dem in den Leitungsapparaten nur wenig verschieden, zumal die Eier und Embryonen, wie bereits erwähnt worden, auch in der Bruttasche noch fernerhin ernährt werden. Der Unterschied zwischen beiden reducirt sich eigentlich nur auf einen Lagenunterschied. Aber eben diese Lagenveränderung, die den Transport in die Bruttasche begleitet, ist vielleicht für das Mutterthier von größter Bedeutung, da es nach den Gesetzen der Mechanik bekanntlich nicht gleichgültig ist, wo sich die Last befindet, die der Körper fortbewegen soll. In den meisten Fällen liegen die Bruttaschen auch wirklich an einer Körperstelle (in der Mitte des Körpers, zwischen den Unterstützungspunkten), die wir schon auf den ersten Blick als eine mechanisch günstige erkennen werden. Für die Beutler gilt dieses freilich weniger, als für die übrigen Thierformen mit Bruttasche, allein hier können ja möglicher Weise auch andere Verhältnisse mit ins Spiel kommen. Da durch die Entfernung der Jungen die Geschlechtstheile für eine neue Conception wieder wegsam werden, so kann die Frühgeburt dieser Thiere möglicher Weise ein Mittel sein, die Zahl der Schwangerschaften zu vergrößern. Und wirklich sollen die Beutler rasch nach einander ihre Jungen zur Welt bringen.

Der Augenblick der Geburt fällt in der Regel mit dem Ausschlüpfen der Jungen zusammen. Es gilt das namentlich für alle eierlegenden Arten und unter den lebendig gebärenden für diejenigen, deren Eihüllen sich zum Zwecke der Athmung und Nahrungsaufnahme durch eine besondere Bildung auszeichnen. Wo die Eihüllen dagegen nur eine räumliche Begrenzung des Embryonalkörpers darstellen, da gehen dieselben sehr häufig schon eine län-

[1]) Bekanntlich kennt man auch einzelne Fälle bei Hühnern, in denen sich ein Ei, das zufällig in die Leibeshöhle gerathen war, zu einem vollständigen, mit Federn bedeckten Küchlein entwickelte. Vgl. Tiedemann, Anat. und Naturgesch. der Vögel. Thl. II. S. 146. Nach Geoffroy St. Hilaire (Mém. du Mus. 1822. T. IX. p. 3) soll es Prévost sogar gelungen sein, das Eierlegen der Schlangen willkürlich bis zum Ausschlüpfen der Jungen aufzuhalten. Außer Coluber natrix wird hierbei namentlich die Coronella laevis angeführt. Leider gehört aber dieses Thier bekanntlich — was den französischen Zoologen entgangen ist — zu den constant lebendig gebärenden Arten!

Digitized by Google

gere Zeit vor der Geburt verloren, und zwar eben so wohl bei solchen Embryonen, die in den mütterlichen Geschlechtsorganen (wie z. B. Salamandra, Blennius, Anableps, Tachina u. a.) verweilen, als auch — ganz allgemein, wie es scheint — bei solchen, die in besonderen Bruttaschen (wie z. B. Pipa, Syngnathus, Asellus, Nerocila, Actinia u. s. w.) zur Entwickelung kommen.

Gewöhnlich werden schon einige kräftige Körperbewegungen genügen, um die Eihüllen zu zerreißen und den eingeschlossenen Embryo zu befreien. Indessen giebt es doch Fälle, in denen es (bei größerer Festigkeit der Schale) hierzu noch einer besondern Vorrichtung bedarf. So besitzen die reifen Vogelembryonen einen eigenen harten Höcker am Oberschnabel, mit dessen Hülfe sie die Schale zerbrechen. Eine ähnliche Bildung findet sich (Mayer in Froriep's Notiz. 1841. Th. XX. S. 69) bei den Schildkröten und Krokodilen, während bei den Eidechsen und Schlangen zu diesem Zwecke ein besonderes Zahngebilde vorkommt, das (J. Müller, Arch. 1841. S. 329) im unteren Theile des Zwischenkiefers wurzelt und aus dem Munde hervorsteht. Auch unter den Insecten scheinen solche provisorische Apparate zum Aufschneiden und Durchsägen der festen Eischale nicht selten zu sein (vergl. von Hagen in der Linnaea entomolog. 1852. T. VII. p. 368). Die Gasteropoden bedienen sich hierbei ihrer sogenannten Reibplatte.

In manchen Fällen vertritt auch eine besondere Bildung der äußeren Schale die Rolle solcher provisorischen Organe. So giebt es z. B. bei den niederen Thieren Eier (Trematoden, Rotiferen, Bryozoen u. a.), deren Schale aus zwei Theilen zusammengefügt ist, die sich bei den Bewegungen des Embryo leicht von einander trennen, Eier mit förmlichen Deckeln u. s. w.

Bei den Eierlegern ist die Geburt den Embryonen selbst anheimgegeben. Sie verlassen ihre Eihüllen, sobald der Aufenthalt in denselben ihnen nicht mehr genügt, sobald sie namentlich das Bildungs- und Nahrungsmaterial derselben erschöpft haben. Anders aber ist es bei den lebendig gebärenden Arten, deren Embryonen in den Fruchthältern eine beständige Nahrungsquelle vorfinden. Diese werden durch die Thätigkeit der Mutter geboren, sobald ihre Last den Körper allzusehr zu beschweren und in seinen sonstigen Functionen zu stören anfängt [1]). Die Muskelwände des Fruchthälters ziehen sich dann über ihrem Inhalte zusammen und treiben denselben mit Beihülfe der muskulösen Bauchdecken nach außen hervor. In der Regel hat dieses so geringe Schwierigkeiten, daß der Embryo in jeder beliebigen Lage aus der Geschlechtsöffnung hervortreten kann. Nur bei den Säugethieren sind die räumlichen Verhältnisse weniger günstig, theils wegen der Größe der Embryonen, theils auch wegen der Bildung der Geschlechtsorgane und des knöchernen Beckengürtels. Das junge Säugethier muß sich bei der Geburt an die Form der Geschlechtswege anschließen; es hat schon früher in dem Fruchthälter eine Längslage angenommen und rückt nun in dieser mit dem Kopfe voran, wie ein Keil, allmälig nach außen. Bei den kleineren Arten scheint meist schon während der Geburtsarbeit durch Zerreißung des Nabelstranges eine Lösung der Embryonen einzutreten. Die größeren Arten hängen aber noch nach der Geburt eine kurze Zeit mit ihrer Placenta zusammen, bis der

[1]) Bei den größeren Raubthieren, den fliegenden und kletternden Säugethieren, kurz bei allen solchen Arten, die eine Behinderung ihrer Beweglichkeit am wenigsten ertragen können, geschieht die Geburt bekanntlich verhältnißmäßig am frühesten. Am spätesten vielleicht bei den Cetaceen (die neugebornen Wallfische messen bereits $^1/_8$ der späteren Körperlänge), die sich als Wasserthiere natürlich unter höchst günstigen Bedingungen bewegen.

Nabelstrang von der Mutter in der Regel durch Abkauen entfernt wird. Die Eihäute mit der Placenta werden meist erst nach der Frucht geboren (Nachgeburt) und sehr allgemein — auch bei den Pflanzenfressern — von der Mutter verschlungen. In einzelnen Fällen scheint die Nachgeburt aber auch (z. B. bei dem Maulwurf) in dem Uterus zurückzubleiben und hier allmälig absorbirt zu werden [1]).

Es giebt vielleicht kein einziges Thier, das bei der Geburt seinen Eltern bereits vollkommen gliche. Die neugebornen Geschöpfe sind nicht bloß ohne Ausnahme sehr viel kleiner, als die erwachsenen Thiere, nicht bloß mit unvollständig entwickelten Geschlechtsorganen versehen oder noch ganz geschlechtslos, sondern auch sonst, durch die Bildung der einzelnen Körpertheile, Organe und Gewebe in vielfacher Hinsicht von ihren Mutterthieren verschieden. Bald sind Skelet und Muskeln noch nicht gehörig erstarkt, bald die Hautgebilde (Haare, Zähne u. s. w.) noch nicht völlig entwickelt, bald zeigen sich Abweichungen in der relativen Größe, Form und Zahl der Körpertheile, bald endlich fehlen noch gewisse äußere und innere Organe der mannigfachsten Art und Bedeutung. Die Entwickelung des Körpers ist also mit dem Ende des Eilebens nicht abgeschlossen, sondern setzt sich eine kürzere oder längere Zeit noch über die Geburt hinaus fort, um am Ende ganz allmälig in die gewöhnlichen Erscheinungen des selbstständigen Lebens überzugehen. An die Metamorphose, die im Innern der Eihüllen den Aufbau des Embryo vermittelt, schließt sich, mit anderen Worten (vergl. meinen Aufsatz in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, III., S. 170), noch eine weitere freie Metamorphose an.

Der Grad und die Ausdehnung dieser freien Metamorphose ist nun aber in den einzelnen Fällen ganz außerordentlich verschieden. Es richtet sich das begreiflicher Weise nach der Zeit der Geburt, die wir schon oben auf ihre bedingenden Momente zurückgeführt haben. Je früher diese während des Entwickelungslebens eines Thieres eintritt, desto größer ist ja natürlich die Reihe der Entwickelungsvorgänge, die in die Zeit des freien Lebens hineinfallen. Es giebt (namentlich unter den niederen Thierformen) zahlreiche Arten, die bereits geboren werden, wenn sich nach vollendeter Dotterfurchung eben erst die einzelnen Zellenschichten des Keimes angelegt haben, und umgekehrt andere, bei denen die Geburt so spät eintritt, daß die wesentlichsten Entwickelungsvorgänge schon vorher zu einem völligen Abschlusse kommen konnten. In den ersteren Fällen ist die freie Metamorphose natürlich höchst auffallend, in den anderen dagegen so unbedeutend, daß man fast Anstand nimmt, sie mit einem Namen zu bezeichnen, mit dem man doch in Gedanken gewöhnlich das Bild einer Gestaltveränderung verbindet. Diesen äußerlichen Unterschied mögen wir immerhin anerkennen, nur dürfen wir durch ihn uns nicht zu der Annahme verleiten lassen, als sei damit irgend eine wesentliche Differenz in den Entwickelungsvorgängen solcher Geschöpfe gegeben.

Auf der anderen Seite ist es nun aber leicht einzusehen, daß die Art und der Umfang der freien Metamorphose für die Lebensweise der Neugebornen von größter Bedeutung sein müsse. Von dem functionellen

[1]) Ich schließe das wenigstens daraus, daß ich mehrmals bei Maulwürfen, deren äußere Geschlechtsöffnung bereits wiederum (vgl. S. 872) geschlossen war, im Inneren des Uterus die unverkennbaren Reste der Placenta antraf. Bekanntlich giebt es auch bei den Menschen einzelne Beispiele von Retentio placentae, in denen wahrscheinlich eine Resorption derselben stattgefunden hat. Vgl. C. Bergmann, dissert. inaug. de placentae foetalis resorptione. Gotting. 1838.

Digitized by Google

Werthe der unvollständig entwickelten oder gar noch mangelnden Organe und Körpertheile wird es abhängen, ob das junge Thier von Anfang an, wie seine Eltern, leben kann, oder nicht. Für die junge Heuschrecke oder Wanze ist es ziemlich gleichgültig, daß sie schon vor der Bildung der Flügel geboren wird, da sie auch im ausgebildeten Zustande nur selten und nur zu untergeordneten Lebenszwecken (zum Schutz, zur geschlechtlichen Annäherung u. s. w.) von diesen Apparaten Gebrauch macht; aber der junge Schmetterling, die junge Biene und Fliege kann ohne Flugwerkzeuge ebenso wenig mit der Lebensform und Nahrungsweise der ausgebildeten Thiere existiren, wie etwa der Frosch ohne Extremitäten. Hätten die Hörner der Wiederkäuer für das Leben dieser Thiere dieselbe wichtige Bedeutung, wie etwa die Beine, so würden auch die jungen Lämmer und Kälber sich unmöglich schon Anfangs nach Art ihrer Eltern geriren können.

Nur dann wird also das neugeborne Geschöpf, wie wir uns überzeugen, die Lebensweise und Nahrung der ausgebildeten Thiere theilen können, wenn die freie Metamorphose derselben auf Gebilde von untergeordneter physiologischer Bedeutung beschränkt ist. In allen anderen Fällen muß die Verschiedenheit der Körperentwickelung auch eine Verschiedenheit der Lebensweise zur Folge haben. Erst wenn im Laufe der freien Metamorphose dann allmälig die Organe des späteren Lebens ihre vollständige Ausbildung erreichen, erst dann wird es möglich sein, die frühere provisorische Lebensform mit einer anderen zu vertauschen.

Bei vielen Thieren erscheint diese provisorische Lebensform gewissermaßen als eine Fortsetzung des Uterin- oder Eilebens. Die junge Brut erhält dann nach wie vor durch die Thätigkeit und Sorgfalt der Eltern Nahrung, Schutz und Wärme, je nach den Bedürfnissen. Sie bleibt einer fremden Pflege anvertraut, bis sie durch eine vollständige Entwickelung zu einer eigenen und unabhängigen Existenz befähigt wird. So ist es namentlich bei den Säugethieren und Vögeln, die in vielen Fällen bekanntlich (als sogenannte Nesthocker) hülflos, nackt und blind geboren werden, oder auch bei der Schwäche ihres Skelets und ihrer Muskeln noch eine Zeitlang auf den vollen Gebrauch ihrer Glieder verzichten müssen. Selbst die sogenannten Nestflüchter bedürfen in den meisten Fällen noch einiger Pflege und Beihülfe von Seiten der Eltern (Ernährung durch Milch, durch halbverdaute Speisen u. s. w.). Uebrigens sind die Säugethiere und Vögel nicht die einzigen Geschöpfe, die in der ersten Zeit ihres Lebens das Bild einer solchen Existenz uns vorführen. Mit Fug und Recht dürfen wir außer ihnen auch alle jene Thiere hierher rechnen, die in einer Bruthöhle sich entwickeln und nach dem Ausschlüpfen aus den Eiern Schutz und Nahrung zur Genüge von ihren Eltern empfangen. Der Unterschied dieser Brutpflege von der ersteren ist nur ein gradueller, wie namentlich die Beutler beweisen, die im Inneren ihres Brutsackes völlig nach Art der jungen Nesthocker leben. Jedes dieser Thierchen umfaßt mit seinen Lippen eine Zitze und vollbringt die erste Zeit seines freien Lebens ausschließlich mit Saugen und Athmen. Das Nest, in welchem sonst die hülflosen Jungen abgelegt werden, ist bei den Beutlern und übrigen Arten mit Brutapparat gewissermaßen mit dem mütterlichen Leibe verwachsen.

Die Lebensform, um die es hier sich handelt, macht in der Regel keinerlei besondere Anforderungen an die Ausrüstung der neugebornen Jungen. Die Bedingungen, auf denen sie beruht, sind so einfach und so gleichförmig, daß sie nöthigenfalls schon durch eine höchst unvollkommene Organisation

Digitized by Google

vermittelt werden können. Dennoch aber finden sich in einzelnen Fällen gewisse provisorische Bildungen, die auf die Besonderheiten dieser Lebensweise Bezug haben und später verloren gehen, wenn die Thiere in andere Verhältnisse kommen. So besitzen z. B. die jungen Beutler, wie wir durch Owen erfahren haben, eine eigenthümliche thurmförmige Bildung ihres Kehlkopfes, durch welche ein directer Zusammenhang der Luftwege mit den Choanen hergestellt wird und die jungen Thiere in den Stand gesetzt werden, zu derselben Zeit zu athmen und zu saugen. Die Jungen der Pipa besitzen in ihrer Bruthöhle nicht bloß Kiemen, die wir schon oben erwähnt haben, sondern auch, nach Art unserer Froschlarven, einen — allerdings viel weniger entwickelten — Schwanz (Breyer, Observ. circa fabricam Ranae Pipae), der vielleicht dazu dient, einen schnelleren Wasserwechsel in der Bruthöhle zu unterhalten. Zu demselben Zwecke sind die Jungen von Echinaster und anderen Seesternen, die gleichfalls in einer Art Bruthöhle leben, mit einem Flimmerepithelium versehen, zu dem sich als weitere provisorische Ausrüstungen sogar noch gewisse zapfenförmige Verlängerungen des Körpers gesellen, durch deren Hülfe die Jungen an den Wänden ihrer Bruthöhle sich festsetzen (vgl. Sars, Archiv für Naturgesch. 1844. Thl. I. S. 169).

Aber nicht in allen Fällen gestaltet sich die erste provisorische Lebensweise der neugebornen Brut so einfach. Es sind im Gegentheil nur die wenigsten Thiere, die noch nach ihrer Geburt der Pflege und Sorgfalt ihrer Eltern und Angehörigen theilhaftig werden. In der Regel beginnt mit der Geburt auch sogleich ein unabhängiges und selbstständiges Leben, mag die Entwickelung des Körpers vollendet sein oder nicht. Durch eigene Thätigkeit müssen dann die jungen Geschöpfe das Material für ihre Erhaltung, für Wachsthum und Metamorphose herbeischaffen. Natürlich bedarf es zu einem solchen Leben auch der Mittel zu einer Wechselwirkung mit der umgebenden Natur; es bedarf dazu namentlich gewisser Organe zur Ortsbewegung, zum Fassen und Einführen der Nahrung. Wenn die Gebilde, die später zu diesen Zwecken benutzt werden, einstweilen wegen des frühen Eintritts der Geburt noch fehlen, so müssen andere provisorische Bildungen, andere Organe, die nach den Gesetzen der Morphogenese schon früher sich entwickeln können, deren Stelle vertreten.

Durch das Auftreten solcher provisorischer Einrichtungen wird die freie Metamorphose nun aber in einem hohen Grade complicirt und auffallend. Das neugeborne Thier verhält sich in diesem Falle zu seiner späteren Form nicht etwa bloß wie eine einfache Hemmungsbildung, sondern erscheint mit seinen Organen gewissermaßen als ein eigenes Geschöpf, dessen genetischer Zusammenhang mit anderen Lebensformen nur durch die unmittelbare Beobachtung erkannt werden kann. So dünkt uns die Raupe mit ihrer Bildung und ihrer Lebensweise ein selbstständiges Thier, und doch ist sie nur ein Geschöpf mit vorübergehender Form und provisorischen Organen, eine Larve, wie wir sagen. Die Organe einer solchen Larve verschwinden, nachdem sie eine Zeitlang existirt haben, und machen den bleibenden Organen des ausgebildeten Thieres Platz, bald plötzlich, bei einer Häutung, bald auch allmälig, je nach den äußeren Verhältnissen. Die Gestaltveränderungen, die auf solche Weise den Uebergang in den späteren Zustand begleiten, sind in vielen Fällen so auffallend, daß man sie nicht bloß vor allen übrigen mit dem Namen einer Metamorphose bezeichnen konnte, sondern sich sogar berechtigt glaubte, die Entwickelung mit einer solchen Metamorphose der Entwickelung der übrigen Geschöpfe (»durch einfache Differenzirung«) als eine besondere typisch ver-

Digitized by Google

schiedene Art der Bildung gegenüberzustellen. Schon an einem anderen Orte (Zeitschrift für wissensch. Zoologie a. a. O.) habe ich gegen diese unnatürliche Trennung mich ausgesprochen, gezeigt, wie der Besitz einer sogenannten Metamorphose nur durch die Besonderheit der äußeren Verhältnisse (Frühgeburt, Selbstständigkeit des Lebens) nothwendig werde. Auch die Entgegnungen von V. Carus (ebendas. S. 364) haben meine Ansichten hierüber nicht ändern können. Die provisorischen Einrichtungen, die das Larvenleben charakterisiren sollen, sind ja nicht einmal, wie wir uns überzeugt haben, auf die Larven ausschließlich beschränkt. Sie finden sich hier und da auch bei den Embryonen im Inneren einer Bruthöhle, ja sogar schon in manchen Fällen während des Eilebens; sie entstehen, gleich den übrigen bleibenden Organen, sobald es die äußeren Lebensverhältnisse verlangen, und verschwinden, sobald in diesen Verhältnissen ein Wechsel eintritt. Eine Larve ist nach unserer Ansicht nichts Anderes als ein Embryo mit freiem und selbstständigem Leben.

Die Form und Ausbildung der Larvenorgane zeigt in den einzelnen Fällen natürlich die zahlreichsten Verschiedenheiten, die theils durch den gesammten Organisationstypus, die Größe und den Entwickelungsgrad des neugebornen Thieres, theils auch durch die zeitweiligen Bedürfnisse desselben bestimmt werden. Die Larvenorgane eines Frosches sind andere, wie die eines Insectes, und diese wiederum andere, wie die eines Seesternes oder einer Meduse. Doch die Metamorphose dieser Thiere mag hier am besten selbst sprechen.

Bekanntlich wird das junge Fröschchen schon zu einer Zeit geboren, in der es der Extremitäten noch ermangelt, in der die Skelettheile noch weich, die Muskeln noch unvollständig entwickelt sind. Unfähig, in diesem Zustande den Anforderungen des Landlebens zu genügen, erscheint es als Wasserbewohner mit einem provisorischen Ruderschwanze und Kiemen, statt der späteren Lunge. Die Metamorphose zu vollenden, bedarf die Larve nun aber einer reichlichen Nahrung, die sich am leichtesten und einfachsten natürlich aus dem vegetabilischen Reiche herbeischaffen läßt. Die Larve des Frosches ist ein Pflanzenfresser mit Mundwerkzeugen und Darmcanal, die einer solchen Nahrungsweise entsprechen. Alles das sind provisorische Einrichtungen, die für die erste Zeit des freien Lebens nothwendig erscheinen, aber späterhin, wenn der junge Frosch seine Extremitäten bekommen hat, wenn Skelet und Muskeln gehörig erstarkt sind, wenn derselbe also die Bewegung, den Aufenthalt und die Nahrungsweise seiner Eltern theilen kann, ihre Aufgabe erfüllt haben und spurlos verloren gehen.

Die Geburt des jungen Schmetterlings fällt in eine verhältnißmäßig spätere Zeit. Die Flügel sind die einzigen wesentlichen Organe, die demselben noch fehlen. Aber gerade die Flügel sind Gebilde, ohne die der Schmetterling seine Nahrung aus den Honigdrüsen der Blüthen nimmermehr in genügender Menge wird zusammentragen können. Die flügellose Schmetterlingslarve ist daher (vergl. Leuckart, im Archiv für Naturgesch. 1851. I. S. 21) auf eine andere Nahrung angewiesen. Sie genießt die Blätter, die sie in Fülle umgeben, und hat zur Bearbeitung derselben statt des späteren Rüssels einstweilen ein Paar kräftiger Kaukiefer. Das Vorkommen dieser Nahrung überhebt das junge Thier der Nothwendigkeit einer schnelleren Bewegung. Die Raupe führt eine stationäre Lebensweise, bei der sie nur wenig verbraucht, um destomehr für Wachsthum und Metamorphose zu gewinnen. Aber an ein träges und schwerfälliges Thier stellt auf der anderen Seite

Digitized by Google

auch das Schutzbedürfniß seine besonderen Anforderungen, und diesem entsprechen bei der Raupe nicht bloß die Dornen und Haare, mit denen der Leib bedeckt ist, nicht bloß die Farben des Körpers, sondern auch eigenthümliche Sitten und Instincte der mannigfachsten Art. Hat nun die Raupe ein hinreichendes Bildungsmaterial erworben, so verfällt sie bei Annäherung der Metamorphose in den Puppenschlaf. Der Ortsbewegung und Nahrungsaufnahme entbehrend, kehrt sie gewissermaßen in den Zustand des Eilebens zurück, aus dem eine neue Reihe von Bildungserscheinungen in ungestörter Folge sie zu der entwickelten Lebensform hinführt.

In früherer Zeit glaubte man, daß die Erscheinungen des Larvenlebens auf die Gruppen der nackten Amphibien und Insecten beschränkt seien. Wir wissen jetzt zur Genüge, wie unrichtig diese Annahme war. Die Krebse, Mollusken, Würmer, die Strahlthiere, kurz die ganze unermeßliche Welt der niederen animalischen Bildungen stellt in gleicher, ja noch in viel allgemeinerer Weise ihr Contingent zu dem bunten Heere der Larven. Und in den meisten dieser Fälle ist die Metamorphose noch weit auffallender und sonderbarer, als bei den Fröschen und Schmetterlingen, oftmals auch complicirt, wie wir uns noch überzeugen werden, mit Vorgängen anderer Art, mit Erscheinungen der ungeschlechtlichen Vermehrung, die derselben dann ein wunderſames Gepräge aufdrücken.

Die Strahlthiere und Würmer mit Metamorphose beginnen in der Regel schon nach vollendetem Furchungsprocesse ein freies und selbstständiges Leben. Sie haben dann noch ein gleichmäßig zelliges Gefüge und eine sphärische Körperform. Ein Flimmerkleid, das sie bedeckt, ist ihre erste provisorische Ausstattung, mit deren Hülfe sie, wie Infusorien, eine Zeitlang sich umherbewegen, bis eine weitere Entwickelung anhebt. Dann gehen die Larvenformen, die bis dahin ziemlich einförmig gebildet waren, in den heterogensten Gestalten auseinander. Bei den späteren Seeigeln und Seesternen verwandelt sich u. a. der frühere Zellenhaufen in ein sonderbares Wesen von gedrungener pyramidaler oder buckelförmiger Gestalt mit lappigen Fortsätzen und Stielen, in ein Geschöpf, das durch Hülfe einer Wimperschnur im Wasser umhersegelt und, in Uebereinstimmung mit den mechanischen Anforderungen einer solchen Ortsbewegung, statt des späteren strahligen Baues einstweilen eine strenge Symmetrie zeigt. Der Embryo der Scheibenquallen vertauscht seine erste infusorielle Larvenform mit einer polypenförmigen Bildung. Er verliert seine sphärische Gestalt und nimmt eine keulenförmige oder cylindrische Form an. Das eine dünnere Körperende heftet sich fest, während am gegenüberliegenden freien Ende im Umkreis des Mundes eine Anzahl von armförmigen Fangapparaten hervorkommen, die schon aus mechanischen Gründen (Gleichmäßigkeit der Gewichtsvertheilung), gleich den Blättern der Pflanzen, radiär um die Längsachse gruppirt sind. Auf solche Weise versteckt sich die spätere Form unter den seltsamsten Vermummungen.

Ganz anders würde es sein, wenn die Embryonen dieser Thiere bei hinreichender Ausstattung des Dotters eine längere Zeit in ihren Eihüllen verweilen könnten. Ein Larvenleben mit allen seinen provisorischen Zuständen und Bildungen würde dann unnöthig werden. Aber bereits in der ersten einleitenden Betrachtung unseres Aufsatzes haben wir die Bedeutung des Larvenlebens für die Fruchtbarkeit der Thiere, für die Integrität der gesammten animalischen Schöpfung kennen gelernt. Schon diese Vortheile möchten die Einrichtung eines Larvenlebens hinreichend rechtfertigen, und doch sind sie noch nicht einmal die einzigen, die daraus hervorgehen.

Digitized by Google

Es ist leicht einzusehen, daß die Existenz eines Thieres unter verschiedenen Lebensformen auch noch die Verbreitung und Erhaltung desselben im höchsten Grade begünstigt. Auch in dieser Hinsicht erscheint also das Larvenleben der Thiere als eine Einrichtung, die in zweckmäßiger Weise den Bedürfnissen des Naturhaushaltes sich anpaßt.

Entwickelung durch Zygose.

Wie wir gesehen haben, gilt es in der Thierwelt, wie bei den Pflanzen, als Regel, daß ein jedes einzelne Ei im Laufe seiner Entwickelung allmälig zu einem selbstständigen Geschöpfe wird. Seit Kurzem haben wir aber die Ueberzeugung gewonnen, daß dieser Vorgang, wenn auch die Regel, doch kein ausnahmloses Gesetz sei.

In dem Entwickelungsleben einzelner Thiere giebt es auffallender Weise auch Beispiele einer Verschmelzung. Mehrere früherhin isolirte Geschöpfe geben auf irgend einer Entwickelungsstufe ihre Selbstständigkeit auf, um zu einem einzigen Wesen zu werden, das vielleicht nicht einmal irgend welche Spuren seiner zusammengesetzten Bildung an sich trägt.

Das auffallendste Beispiel einer solchen Zygose haben wir durch Korén und Danielsen (Bidrag til Pectinibranchiernes utviklingshistorie. Bergen 1851) kennen gelernt. Es betrifft die Gasteropodengenera Buccinum und Purpura, die sich durch ihre späteren Entwickelungszustände, wie man schon früher wußte, an die übrigen oceanischen Schneckenformen mit Metamorphose anreihen. Die Eier dieser Thiere werden bekanntlich (vgl. S. 897) in größerer Anzahl (zu mehren Hunderten) mit einem gemeinsamen Eiweiß in besondere Eischläuche eingeschlossen. Abgesehen von einer verhältnißmäßig sehr geringen Größe, zeigen sie im Anfang keinerlei Besonderheiten. Ihr Keimbläschen ist schon vor dem Ablegen verschwunden, obgleich es früher, so lange die Eier noch im Eierstocke befindlich waren, durch die Eihaut deutlich hindurchschimmerte. Auch die Dotterhaut geht, wie bei den meisten übrigen Gasteropoden, kurze Zeit nach dem Ablegen verloren. In den Eiern von Purpura beginnt dann die Furchung; der Dotter theilt sich auf die gewöhnliche Weise in 4 — 8 — 16 Kugeln, und nimmt dadurch die bekannte maulbeerförmige Gestalt an. Aber diese einzelnen Dotter bleiben nicht isolirt, sondern ballen sich zu 20—40 in einen gemeinsamen Haufen zusammen. Und jeder dieser Eihaufen wird zu einem einzigen Embryo[1]). Während die einzelnen Dotter noch ihre frühere Gestalt behalten, umhüllen sich diese Haufen mit einer hellen Rindenschicht, an der nun weiter dieselben Entwickelungsvorgänge ablaufen, die sonst an der Rindenschicht eines einfachen Dotters sich beobachten lassen. Auf gleichem Wege geht die Entwickelung von Buccinum vor sich, nur daß die Eier derselben überhaupt keine Furchung erleiden. Die einzelnen Eier erscheinen hier gewissermaßen selbst als Furchungskugeln.

---

[1]) Das Gegenstück hierzu liefern die Angaben von van Beneden (Müller's Arch. 1844. S. 122), nach denen die früher einfachen Eier von Tubularia durch eine Art Furchung mitunter in mehrere kleinere Eier zerfallen sollen, die je einen Embryo hervorbrächten. Van Beneden will Aehnliches auch bei Hydractinia beobachtet haben, doch glaube ich nach eigenen Erfahrungen für letztere behaupten zu können, daß die vielfachen Eier derselben (oeufs multiples) von Anfang an vielfach gewesen seien.

Digitized by Google

Es sind das Erscheinungen, die uns allerdings im höchsten Grade frappiren müssen, an deren Richtigkeit wir aber um so weniger zweifeln können, als die Namen der Beobachter bekanntlich einen guten Klang haben [1]). Ueberdies fehlt es nicht an analogen Vorgängen. So wissen wir namentlich von den höheren Pilzen (vgl. Ehrenberg, de mycetogenesi), daß bei der Bildung eines solchen Gewächses beständig eine größere Anzahl keimender Sporen zu einem gemeinsamen Gewebe zusammentritt. Auch die Erscheinungen der sogenannten Copulation, die neuerdings vielfach (von Braun, Cohn, Kölliker, Stein u. A.) bei niederen Pflanzen und Thieren beobachtet wurden und ebenfalls bis zur vollständigen Verschmelzung von zweien oder mehreren Individuen (bei Actinophrys sol sah ich die Copulation von dreien) hinführten, dürfen wir als analoge Vorgänge hier anreihen, selbst für den Fall, daß sie nicht als nothwendige und constante Züge in der Entwickelungsgeschichte der betreffenden Geschöpfe einen Platz finden sollten.

Die Verschmelzung betrifft in diesen Fällen allerdings keine befruchteten Eier, sondern Geschöpfe mit einem freien und selbstständigen Leben, aber das kann die Analogie des Vorganges natürlich nicht beeinträchtigen.

Vor Kurzem haben wir auch durch v. Siebold (Zeitschr. für wiss. Zool. III. S. 62) erfahren, daß das merkwürdige Doppelthier, Diplozoon, das zuerst von Nordmann als Schmarotzer an den Kiemen unserer Süßwasserfische aufgefunden ist, seine Duplicität einem Verschmelzungsprocesse verdankt, der in die Zeit des freien Lebens hineinfällt. Die einzelnen Individuen, die aus den Eiern dieses Wurmes hervorkommen, und eine Zeit lang auch als isolirte Wesen leben, legen sich paarweise mit ihren Bauchsaugnäpfen an einander, bis sie an der Berührungsstelle verwachsen und eine Bildung hervorrufen, die wir der bekannten Zwillingsgestalt der Siamesischen Brüder an die Seite stellen können.

4. Die chemischen Vorgänge der Entwickelung.

Wir haben die Erscheinungen der Gestaltbildung bis jetzt nur als eine Reihe von morphologischen Veränderungen kennen gelernt, die allmälig während der Zeit der Entwickelung an dem Bildungsmateriale ablaufen. Es ist uns auch vielleicht gelungen, in der Aufeinanderfolge dieser Erscheinungen, wie in ihren Beziehungen zu den äußeren Verhältnissen der Entwickelung gewisse allgemeine Normen aufzufinden. Aber hiermit ist dem Bedürfnisse einer tieferen wissenschaftlichen Erkenntniß noch nicht Genüge geleistet. Es bleibt immer noch die Frage nach dem ursächlichen Zusammenhange dieser Erscheinungen, nach den Umständen, welche die einzelnen morphologischen Veränderungen möglich machen, nach den Kräften endlich, welche die sichtbaren Vorgänge der Entwickelung und ihre Reihenfolge bedingen Wir berühren mit diesen Fragen ein Gebiet unserer Naturforschung, das uns leider bisjetzt noch fast vollkommen verschlossen ist. Unsere heutigen Kenntnisse von der Entwickelungsgeschichte beschränken sich fast ausschließlich auf die Aussagen unseres Gesichtssinnes, und diese belehren uns weder über die elementaren Vorgänge, aus denen die Erscheinungen der Gestaltbildung re-

[1]) Auch Sars hat sich, laut einer Bemerkung der Verfasser, von der Richtigkeit ihrer Entdeckung überzeugen können.

Digitized by Google

sultiren, noch über den vielfach verschlungenen Zusammenhang jener Kräfte und Bedingungen, die den Phänomenen der embryonalen Bildung ein eben so wunderbares, als auffallendes Gepräge aufdrücken.

In früherer Zeit glaubte man die zu einem abgeschlossenen Ganzen unter sich verknüpften Vorgänge der Entwickelung auch von einem einzigen wirksamen Mittelpunkte ableiten zu müssen. Man schuf einen eigenen Baumeister des thierischen Leibes, eine Bildungskraft, die den formlosen Stoff ohne Weiteres nach den späteren Bedürfnissen gestalte, den einfachen Keim allmälig in einen fein gegliederten Organismus aus einander lege. Aber die Zeit ist vorüber, in der man die Erscheinungen des Lebens der Herrschaft solcher specifischen Kräfte unterordnete. Wir haben allmälig einsehen lernen, daß das, was man früher als ein scheinbar Einfaches und Letztes zum Erklärungsprincipe machte, nur den summatorischen Ausdruck für ein ganzes System von Bedingungen und Kräften vorstellt, die nach gewissen physikalischen und chemischen Gesetzen unter vielfach wechselnden Umständen zu einem gemeinsamen Erfolge zusammenwirken.

Allerdings ist es uns bisjetzt noch nicht gelungen, die Bildung der Zellen und Gewebe, geschweige denn den Aufbau des Körpers und die zweckmäßige Gestaltung der einzelnen Organe nach physikalischen und chemischen Kräften zu deduciren — aber ist denn etwa die Physik und Chemie auf dem anorganischen Gebiete in der Lösung der morphologischen Probleme glücklicher gewesen? Die Bildung unseres Erdkörpers mit seinen gegenwärtigen Bestandtheilen, seinen Schichtensystemen und Felsarten ist uns im Grunde genommen eben so unbekannt, wie die Bildung unseres Leibes, obgleich die Bedingungen, unter denen sie vor sich ging, voraussichtlich sehr viel einfacher waren. Selbst die Form der Krystalle bildet trotz ihrer stereometrischen Regelmäßigkeit und Bestimmtheit immer noch ein ungelöstes Problem der Naturforschung. Trotzdem sind wir weit davon entfernt, diese Lücken als einen Beweis zu betrachten, daß hier gewisse eigenthümliche Kräfte wirksam sind oder waren, die einem anderen Gesetze folgen, als dem der mechanischen Nothwendigkeit. Was für diese Bildungen nun aber Jedermann ohne Bedenken zugiebt, die Möglichkeit einer physikalischen Erklärung, dasselbe dürfen wir auch für die organischen Körper mit gleichem Rechte in Anspruch nehmen.

Der thierische Körper entwickelt sich aus einem Bildungsmateriale, das durch die Einwirkung der Samenelemente zu einer fortlaufenden Reihe von Veränderungen angeregt wird. Aber die Befruchtung ist nicht die einzige Bedingung dieser Entwickelung. Sie bewirkt nur die erste Störung in dem früheren Gleichgewichte der Massen und Kräfte, eine Bewegung, die dann durch die Wechselwirkung mit der umgebenden Natur, durch den fortdauernden Einfluß der Wärme und Luft (vgl. Baudrimont und St. Ange l. c.) unterhalten und gefördert wird. Die Bildungssubstanz, von Anfang an aus heterogenen Stoffen zusammengesetzt, aus Theilen, deren Molekule und Molekularaggregate vielleicht eine gewisse regelmäßige Anordnung besitzen, wird sich in Folge dieser Bewegung voraussichtlich in mancherlei differente Producte spalten, die in bestimmten Mengenverhältnissen neben einander auftreten und etwa nach ihren allgemeinsten physikalischen Eigenschaften in verschiedener Weise sich ablagern. Bei fortdauernder Einwirkung werden nun jene äußeren Reize allmälig ein immer anderes Substrat vorfinden, sie werden je nach der Lagerung der einzelnen Massen in verschiedener Weise mit demselben in Berührung kommen. Nichts ist gewisser, als daß unter solchen

Digitized by Google

Umständen sich auch allmälig immer andere und immer neue Producte bilden, daß dieselben in den einzelnen Theilen des Keimes allmälig eine abweichende Zusammensetzung und Gestaltung erfahren.

Derartige Andeutungen sind allerdings noch weit davon entfernt, den Hergang der Körperbildung auch nur einigermaßen zu veranschaulichen, aber dennoch werden sie vielleicht dazu dienen[1]), jenen Schein der Hoffnungslosigkeit und Unmöglichkeit zu entfernen, mit dem man die physikalische Methode auf diesem Gebiete der Forschung so vielfach hat umhüllen wollen. Es ist nicht zu verlangen, daß man da schon causal untersuchend zu Werke gehe, wo die Erscheinungen noch lange nicht genügend nach allen Seiten verfolgt sind, noch nicht einmal die einzelnen Momente nach Maß und Gewicht bestimmt wurden. Es hieße das Entdeckungen anticipiren, die vielleicht erst in der fernsten Zukunft unserer Wissenschaften liegen.

Der Ausgangspunkt einer jeden Analyse der Entwickelungserscheinungen ist das Bildungsmaterial des Eies, das wir in regelmäßiger Weise allmälig zu dem späteren Thiere sich entfalten sehen. So wenig nun aber diese Masse morphologisch mit dem endlichen Producte der Entwickelung übereinstimmt, eben so wenig enthält sie auch bereits vorgebildet alle jene vielfach verschiedenen chemischen Körper und Verbindungen, die wir späterhin in den Organen und Geweben des thierischen Leibes antreffen. Wie die einzelnen morphologischen Elemente, so entstehen auch diese erst allmälig in bestimmter Reihenfolge aus den Bestandtheilen des Eies. Freilich ist uns die Entwickelungsgeschichte derselben noch in hohem Grade unbekannt, aber das ist gewiß, daß zwischen dem Ausgangspunkte ihrer Entwickelung und dem späteren Resultate eine ganze Reihe von Mittelformen gelegen ist, die in beständiger Metamorphose aus einander hervorgehen. Wir können nicht einmal daran zweifeln, daß die einzelnen morphologischen Veränderungen des Dotters überall und beständig von einer entsprechenden chemischen Umbildung der Formelemente begleitet und größtentheils sogar bedingt werden.

Die Möglichkeit dieser chemischen Metamorphosen muß natürlich schon mit der elementaren Zusammensetzung des Bildungsmateriales gegeben sein. Wir haben keinen Grund zu der Annahme, daß das Ei mit Fähigkeiten und Leistungen begabt wäre, die dem ausgebildeten Organismus vollständig abgingen, und deshalb dürfen wir denn auch wohl von vornherein als nothwendig voraussetzen, daß das Bildungsmaterial derselben nicht bloß die wesentlichen Elemente des thierischen Leibes ohne Ausnahme enthalte, sondern auch in den richtigen Verhältnissen und in Verbindungen enthalte, die dem Spiel der chemischen Kräfte keine unnöthigen Schwierigkeiten entgegensetzen. Die chemische Analyse hat diese Voraussetzung im vollsten Maße gerechtfertigt. Sie hat uns gezeigt, daß der Dotter aus einem Complex verschiedener Materien besteht und in diesem Alles, was zur Neubildung nöthig ist, in passenden Proportionen und unter geeigneten Formen enthält. Wir finden in dem Bildungsmateriale des Embryo, wie in den Nahrungsmitteln, die späterhin das Getriebe des thierischen Lebens unterhalten, gewisse Verbindungen organischer, wie unorganischer Natur, die nach ihrer chemischen Constitution mit der späteren thierischen Materie eine große Analogie zeigen und sich deshalb denn auch für die Zwecke der Entwickelung mit Leichtigkeit verwerthen lassen.

---

[1]) Ich verweise hier auf die vortrefflichen Bemerkungen von H. Lotze in der allgem. Physiol. der organ. Körper. S 292 ff.

Digitized by Google

Nach den Untersuchungen von Gobley besteht der Dotter des Hühnereies (Journ. de Phys. et de Chimie, III. Sér. T. XI. p. 409), sowie des Karpfeneies (Journ. de pharmac. T. XVII. p. 401 und T. XVIII. p. 107) aus:

	Huhn.	Karpfen.
Wasser	51,48	64,08
Vitellin (Paravitellin)	15,76	14,06
Olein und Margarin	21,30	2,57
Cholestearin	0,43	0,27
Lecithin (Oleinsäure, Margarinsäure, Phosphoglycerinsäure)	8,42	3,05
Cerebrin	0,30	0,20
Salmiak	0,03	0,04
Chlornatrium, Chlorkalium, schwefels. und phosphors. Kali [1])	0,27	0,48
Erdphosphate	1,02	0,29
Fleischextract	0,40	0,39
Farbestoff, Eisen u. s. w.	0,53	0,03
Membran	0	14,53.

Was Gobley bei den Karpfeneiern als »Membran« in Rechnung bringt, entspricht dem Eiweiß des Vogeleies, das bekanntlich eine concentrirte Albuminlösung darstellt und nach seiner chemischen Zusammensetzung dem Blutserum nahesteht. Außer 12 — 14 Proc. Albumin enthält dasselbe an organischen Verbindungen einige Extractivstoffe, Spuren von Fett und, wie man jetzt mit Bestimmtheit weiß, auch Zucker, wahrscheinlich (nach Barreswill, Edinb. med. and surg. Journ. 1851. p. 372) Krümelzucker, an anorganischen Substanzen Chlornatrium und kohlensaures Natron, von dem die alkalische Reaction des Eiweiß herrührt.

Vergleicht man die voranstehenden Analysen unter sich und auch mit den älteren Angaben, die uns Reinsch (Erdmann's Journ. Bd. XVI. S. 113) über die Zusammensetzung der Eier (mit Chorion) von Papilio crataegi geliefert hat:

Wasser	75,00
Eiweiß	8,32
Verhärtetes Eiweiß	2,14
Fettes Oel	8,22
Wachs mit einer Spur Schwefel	0,88
Kohlensaurer Kalk	0,22
Phosphorsaurer Kalk	0,57
Spur von Eisen-Ammoniak mit Leim	4,65

so wird man leicht zu der Ueberzeugung kommen, daß die chemische Constitution der Eier bei allen Thierformen im Wesentlichen übereinstimme, mag die Nahrung derselben auch noch so abweichend sein. Es gilt in dieser Hinsicht für die Eier etwa dasselbe, wie für die Milch der Säugethiere, die

[1]) Ueber die Aschenbestandtheile des Hühnerdotters und Eiweiß vgl. ein Näheres bei Poleck in Poggendorff's Annalen 1851. S. 155, und Rose ebendas. 1851 S. 398.

Digitized by Google

ja bekanntlich gleichfalls bei Pflanzenfressern und Raubthieren eine wesentlich gleiche Zusammensetzung darbietet.

Unter den

organischen Substanzen des Eies

obenan stehen die eiweißartigen Verbindungen und Fette. Zu den letzteren gehört wahrscheinlicher Weise auch das von Gobley aufgefundene — immer aber (vgl. Lehmann's organ. Chem. II. S. 352, und III. S. 118) noch problematische — Lecithin, sowie das Cerebrin, zwei Körper, die sich freilich einstweilen durch ihren Gehalt an Stickstoff und an Phosphor in der Reihe der gewöhnlichen Fette höchst fremdartig ausnehmen. Vielleicht daß es späterhin noch einmal gelingt, diese Stoffe in eine Anzahl anderer Körper aufzulösen. Auch das Eiweiß des Dotters, das sogenannte Vitellin oder Paravitellin, ist nach Lehmann (a. a. O. II. S. 349) kein einfacher Körper, sondern wahrscheinlicher Weise ein Gemenge von Albumin und Casein.

Die Albuminate und Fette stellen bekannter Weise zwei organische Stoffreihen dar, an deren Anwesenheit und Metamorphose die wichtigsten Erscheinungen des gesammten thierischen Lebens anknüpfen. Ohne sie würde weder Bewegung, noch Empfindung, noch Ernährung, ohne sie auch keine Entwickelung möglich sein. Mehr als alle anderen organischen Stoffe sind sie von vornherein mit der Anlage zu einer ebenso regelmäßigen, als wechselnden Leistung begabt worden.

Was zunächst das Eiweiß betrifft, so ist das bekanntlich ein Körper, der durch die verschiedensten äußeren Agentien, der namentlich durch den Einfluß des Sauerstoffs [1]) seine Molekularzusammensetzung mit Leichtigkeit verändert und deshalb denn auch besonders passend erscheint, die chemische Basis für eine Menge von anderen organischen Substanzen abzugeben. Wie das Eiweiß während des späteren Lebens nur geringer Modificationen bedarf, um unter den verschiedensten Gestalten fest zu werden, wie es ohne Verlust seiner wesentlichen Zusammensetzung in Muskelmasse und Nervensubstanz, wie es sogar in die schwefelfreien Bestandtheile des leimgebenden Gewebes übergeht; wie es mit anderen Worten die ganze stickstoffhaltige Unterlage des thierischen Körpers darstellt, ebenso wird dieses auch während der ersten Bildung der Fall sein. Alles, was wir von den Erscheinungen der Entwickelung wissen, deutet darauf hin, daß die Vorgänge der ersten Bildung sich wesentlich in Nichts von den Vorgängen der Neubildung während des späteren Lebens unterscheiden. Das Bildungsmaterial des Eies ist ein Blastem, wie jedes andere, nur kein Blastem für einzelne Gewebtheile oder Organe, sondern für die ganze Masse des Körpers.

In den thierischen Blastemen finden sich außer den albuminösen Materien aber auch noch Fette, und zwar mit solcher Constanz, daß wir schon daraus die große Bedeutung derselben für die Histiogenese erschließen können. Ohne Fett, so scheint es, geht nirgends eine Formbildung von Statten. Wie sich die Fette dabei verhalten, ist freilich noch ebenso unbekannt, wie die Reihe der Umwandlungsstoffe des Eiweiß in Knorpel oder Zellgewebe. Wir

[1]) Nach Baudrimont und St. Ange (l. c.) verhält sich der absorbirte Sauerstoff zu dem in Form von Kohlensäure wieder ausgeschiedenen bei dem bebrüteten Hühnchen vom 9. — 12. Tage = 100 : 54,9, vom 10. — 16. Tage = 100 : 81,0, so daß also fast die Hälfte des aufgenommenen Sauerstoffes im Körper gebunden wird.

Digitized by

können nur vermuthen, daß es sich allmälig während der histologischen Differenzirung mit den eiweißartigen Substanzen in irgend einer Weise combinire.

Offenbar hat auch ein großer Theil des Dotterfettes dieselbe histiogenetische Bedeutung, wie man schon daraus entnehmen kann, daß die Menge des freien Dotterfettes während der Entwickelung immer mehr abnimmt und schon nach der Beendigung des Klüftungsprocesses bedeutend geschwunden ist. Indessen darf man doch nicht glauben, daß dieses die einzige Bedeutung der Dotterfette sei. Schon die großen Schwankungen in der Menge derselben (z. B. bei den Hühnern und Karpfen) weisen darauf hin, daß sie während der Entwickelung noch eine weitere Verwendung finden. Die Untersuchungen von Baudrimont und St. Ange lassen über ihr Schicksal keinen Zweifel. Das Fett des Hühnerdotters wird zum großen Theil allmälig (namentlich in der letzten Hälfte des Entwickelungslebens) consumirt [1]) und unter dem Einfluß des Sauerstoffs, wie im späteren Leben, in Kohlensäure verwandelt, die durch die Eihüllen nach außen hindurchdringt. Die Menge dieser Kohlensäure wechselt voraussichtlich bei den einzelnen Thierformen und darin mögen denn auch die Verschiedenheiten in dem Fettgehalte des Dotters ihre Erklärung finden. Ob diese Kohlensäure bei den übrigen chemischen Vorgängen der Entwickelung gewissermaßen als Nebenproduct gewonnen werde, oder ob die Bildung derselben irgend eine besondere physiologische Bedeutung habe, wissen wir nicht. Indessen sollte man doch wohl das erstere vermuthen, besonders da diese Erscheinung im Entwickelungsleben des Embryo nicht isolirt steht. Auch ein Theil der Albuminate unterliegt während der Entwickelung einem Zersetzungsprocesse [2]) und ebenfalls in derselben Weise, wie während des späteren Lebens. Außer der Kohlensäure producirt der Embryo auch Harnstoff, den er auf dem gewöhnlichen Wege, durch seine Nieren, abscheidet und nach außen entleert. Bei den höheren Thieren geschieht dieses gewöhnlich in den Raum zwischen Embryo und Amnion (Wöhler, Virchow, Stas u. A.), der eine Flüssigkeit enthält, die trotz ihres Eiweißgehaltes [3]) wohl mehr von einer mechanischen, als (namentlich in den späteren Zeiten) von einer nutritiven Bedeutung für den Embryo sein möchte. In denjenigen Fällen, in denen die Allantois als eine Blase persistirt und mit den Harnwegen in Verbindung bleibt (z. B. bei der Kuh u. a.), tritt der Harn des Embryo auch wohl in diese über.

Die Gruppe der Kohlenhydrate wird im Ei, wie im lebendigen Organismus, durch den Zucker vertreten [4]), durch einen Körper, der freilich nur in sehr geringer Menge vorkommt, so daß er früherhin vollständig übersehen werden konnte. Wahrscheinlicher Weise bildet dieser Zucker die Grundlage der späteren Milchsäure. Hier und da mag er übrigens vor seiner Umwandlung noch mancherlei besondere Functionen zu erfüllen haben. So

---

[1]) Der Verlust an festen Theilen — vorzugsweise Fett — beträgt während der 21tägigen Bebrütung eines Hühnereies etwa 10 Proc. Vgl. Prévost und Morin, Journ. de Pharm. et de Chimie. 1846. Avril et Mai.

[2]) Nach Baudrimont und St. Ange soll der Fötus mit der Kohlensäure (und dem Wassergase) auch noch Stickstoff und ein schwefelhaltiges, nicht näher bekanntes Gas (Schwefelwasserstoff?) aushauchen.

[3]) Nach Stas (Compt. rend. T. XXXI. p. 218) enthält auch die Allantoisflüssigkeit der Kuh eiweißartige Substanzen, und zwar in großer Menge.

[4]) Die von Gobley in gekochten Karpfeneiern beobachtete Bildung von Milchsäure (?) deutet wohl auf ein allgemeineres Vorkommen des Zuckers hin.

Digitized by Google

z. B. in den Vogeleiern, in denen er (vgl. Lehmann a. a. O. III. S. 229) als Kalk- oder Natronsaccharat zur Auflösung des kohlensauren Schalenkalkes dient, um diesen in den Embryo überzuführen. In den späteren Perioden der Entwickelung scheint der Zuckergehalt übrigens (nach Lehmann) noch zuzunehmen, ein Umstand, den wir vielleicht mit der frühzeitigen Bildung und dem gewaltigen Wachsthum der Leber bei den Embryonen in Verbindung bringen können. Auch in dem Fötalblute der Kälber hat Lehmann den Zucker mit Bestimmtheit nachgewiesen.

Die Pigmente des Dotters verwandeln sich wahrscheinlich in die Farbestoffe, die wir in dem ausgebildeten Embryo vorfinden. Namentlich gilt dieses von dem Hämatin, dessen Zusammensetzung eine große Aehnlichkeit mit dem des Dotterpigmentes zu haben scheint. Daher erklärt es sich denn auch, daß mit der Ausbildung des Blutgefäßapparates allmälig eine Entfärbung des Dotters eintritt.

Die

anorganischen Substanzen des Eies

sind, wie die des späteren Körpers, hauptsächlich zweierlei Art: Wasser und Salze, welche letztere theils gelöst in der Flüssigkeit vorkommen, theils auch an die einzelnen organischen Materien chemisch gebunden sind.

Das Wasser ist bekanntlich nach dem alten Satze: corpora non agunt, nisi fluida, eine wesentliche Bedingung der chemischen Actionen, ein Stoff, ohne welchen die Erscheinungen des organischen Lebens geradezu undenkbar wären. Wasser findet sich denn auch in sehr beträchtlicher Menge in den Eiern aller Thiere, wie es scheint, in den Lufteiern (der Wassergehalt des ganzen Hühnereies, nicht bloß des Dotters, beträgt nach Prévost und Morin 72,75 Proc.) noch reichlicher, als in den Wassereiern. Begreiflicher Weise geht in der wasserärmeren Atmosphäre, zumal bei der Brutwärme, beständig ein Theil des eingeschlossenen Wassers durch Verdunstung verloren, und dieser muß natürlich im Ueberschuß vorhanden sein. Allerdings scheint nun freilich während der Entwickelung im Inneren des Eies unter dem Einflusse des Sauerstoffs eine Neubildung von Wasser stattzufinden, aber jedenfalls ist diese doch nicht im Stande, den Verlust vollständig zu ersetzen (das Hühnerei enthält nach Prévost und Morin am Ende der Bebrütung 65,32 Proc. Wasser). Die Größe dieses Verlustes wird zum Theil von dem Wassergehalte der Atmosphäre abhängen und daher erklärt es sich denn, daß die Eier (nach Baudrimont und St. Ange) in einer gar zu trockenen Luft allmälig absterben. Ein gewisser Grad von Feuchtigkeit, der die Verdunstung beschränkt, ist für die Entwickelung unumgänglich nothwendig.

Die Salze, die bekanntlich ebenfalls bei den Lebenserscheinungen der Organismen eine große Rolle spielen, erscheinen nach ihrer chemischen Zusammensetzung zum Theil als Erdphosphate, zum Theil auch als Alkalien. Die ersteren, die sich in allen histiogenetischen Stoffen vorfinden, sind sonder Zweifel (vgl. C. Schmidt, zur vergl. Physiol. S. 55) von einem positiven Einfluß auf den morphologischen Entwickelungsproceß und werden schon deshalb keinem einzigen Ei abgehen. Allerdings scheint die Menge dieser Erden nicht unbeträchtlich in den Eiern der verschiedenen Thiere zu variiren, allein das erklärt sich zur Genüge aus dem Umstande, daß dieselben ferner auch den Skelettheilen ihre späteren physikalischen Eigenschaften verleihen, und die Ausbildung dieser Organe bekanntlich ganz außerordentlich wechselt.

Digitized by Google

Die Bedeutung der Alkalien für die Lebensproceſſe iſt eine andere. Sie greifen in augenfälliger Weiſe in die Umbildung der Gewebe ein und ſcheinen namentlich durch ihre Einwirkung auf den Schwefel der Albuminate die Oxydation dieſer Stoffe beträchtlich zu erleichtern (Lehmann, a. a. O. III. S. 242). Ihre Anweſenheit in dem Bildungsmateriale, deſſen Veränderungen ja ſehr weſentlich unter dem Einfluſſe des Sauerſtoffes ſtehen, möchte ſchon hiernach völlig gerechtfertigt erſcheinen.

Unſere Kenntniſſe von dem Chemismus der Entwickelung mögen nun übrigens noch ſo arm an poſitiven Erfahrungen ſein: darüber kann kein weiterer Zweifel obwalten, daß das Ei bei der Bildung des Embryo der Schauplatz für eine große Menge von vielfach verſchlungenen chemiſchen Vorgängen iſt, die im Weſentlichen vollkommen mit denjenigen übereinſtimmen, welche während des ſpäteren Lebens bei der Neubildung der einzelnen Gewebstheile vor ſich gehen.

Wenn wir an dieſem Satze feſthalten, dann verlieren auch die Phänomene der Entwickelung zum großen Theil jenen Schein des Unerklärlichen und Wunderbaren, mit dem ſie ſich ſo lange umgeben, als man die morphologiſchen Veränderungen des Keimes ausſchließlich ins Auge faßt. Sie verlieren wenigſtens die frühere Iſolation, indem ſie ſich unmittelbar an die Erſcheinungen des ſpäteren Lebens anreihen. Allerdings ſind dieſe im Grunde genommen nicht minder räthſelhaft, aber mit den Räthſeln derſelben haben wir uns allmälig ſo vertraut gemacht, daß wir das ganze Gewicht ihrer Schwere nur ſelten empfinden.

Doch vielleicht möchte es dem Einen oder Anderen bedünken, als ob unſere Mittheilungen, als ob vielleicht auch unſere heutigen Kenntniſſe über die chemiſchen Vorgänge während der Entwickelung zur Begründung dieſes wichtigen Satzes noch nicht ausreichten. Dieſen geben wir zweierlei zu bedenken, die vollſtändige Uebereinſtimmung einmal zwiſchen den Endproducten, zu denen die chemiſche Metamorphoſe in beiden Fällen hinführt, und ſodann zwiſchen den Bildungsmaterialien, an welchen dieſelbe continuirlich in mannigfaltiger Reihenfolge abläuft.

Bekanntlich ſind es dieſelben Muskelfaſern, Nervenelemente u. ſ. w., die während der erſten Entwickelung, wie auch während des ſpäteren Lebens in beſtändigem Stoffwandel gebildet werden. Allerdings iſt es ein Unterſchied, ob dieſe Gebilde ſich als neue Theile und Organe dem Körper hinzufügen, oder die vorhandenen nur allmälig erſetzen, wenn ſie durch ihre Leiſtungen verbraucht ſind; aber dieſer Unterſchied iſt nicht der Art, daß wir daraus auf irgend eine weſentliche Verſchiedenheit der vermittelnden Momente zurückſchließen könnten. Die Materialien zum Wiedererſatze der verbrauchten Gewebselemente werden aus den Nahrungsmitteln gewonnen; was dieſe an aſſimilabeln Stoffen enthalten, ſtimmt nun aber nach Zuſammenſetzung und Form in überraſchender Weiſe mit den organiſchen und anorganiſchen Beſtandtheilen des Eies überein. Daher erklärt es ſich denn auch, daß das Ei nicht bloß bekanntermaßen ein ſehr vortreffliches Nahrungsmittel iſt, ſondern auch (bei den Thieren mit freier Metamorphoſe) zum Theil von gewöhnlichen Nahrungsmitteln vertreten wird, ohne daß die Vorgänge der Entwickelung darunter leiden. Es ſind allerdings auch hier gewiſſe Unterſchiede in den Schickſalen des Eies und der Nahrungsmittel, aber dieſe reſultiren nur aus den Verſchiedenheiten in dem äußeren Vorkommen derſelben und ſcheinen nicht einmal ganz durchgreifend

zu sein. Es giebt Embryonen, die den sogenannten Nahrungsdotter ihres Eies nicht bloß durch Hülfe eines Gefäßapparates in sich aufnehmen, sondern auch durch den Canal ihres Nabelstranges in den Darm überführen, um ihn hier auf gewöhnliche Weise zu verdauen.

Schon nach den hervorgehobenen Analogieen werden wir es wahrscheinlich finden, daß die einzelnen Thierformen bei ihrer Entwickelung (wie während des späteren Lebens) an die quantitativen und proportionalen Verhältnisse ihres Bildungsmateriales verschiedene Ansprüche stellen. In der That haben wir uns auch bereits bei einer anderen Gelegenheit von den beträchtlichen Unterschieden in der Größe der embryonalen Bedürfnisse zur Genüge überzeugen können. Die Verschiedenheiten in der Proportion der einzelnen Bildungsstoffe sind nun freilich auch nicht in gleicher Weise für eine größere Menge von Thierformen festgestellt; daß sie aber überhaupt existiren, geht theils aus den mitgetheilten Dotteranalysen vom Huhn und Karpfen hervor, theils auch aus allen jenen morphologischen Differenzen, mit denen wir uns früher bei der speciellen Charakteristik der Eierstockseier bekannt gemacht haben. Diese materiellen Verschiedenheiten der Eier müssen wir hier besonders hervorheben, weil man es wegen der scheinbaren Gleichförmigkeit derselben oftmals für unmöglich gehalten hat, daß bereits in ihnen die mechanischen Bedingungen für die Verschiedenheit der späteren Thierformen vorgebildet seien. Wir wollen gern zugeben, daß die materiellen Differenzen zwischen den Eiern der einzelnen Arten an Größe weit, sehr weit hinter denen der ausgebildeten Geschöpfe zurückstehen, aber das kann hier natürlich Nichts entscheiden, da der Erfolg ja überall von einer Menge höchst unscheinbarer Nebenbedingungen abhängt, und selbst unter scheinbar gleichen Dispositionen nicht selten eine sehr abweichende Gestalt annimmt. Die Eier der verschiedenen Thiere verhalten sich in dieser Hinsicht ebenso wie etwa die kleinsten Theile verschiedener mathematischer Körper mit gekrümmter Oberfläche. Auch sie sind gewissermaßen solche kleinste Theile, die bis zum Verwechseln einander ähnlich sehen, trotz alledem jedoch schon ohne Weiteres die Bedingungen einer heterogenen Gestaltung in sich tragen.

5. Theorie der Befruchtung.

Wenn wir das Bildungsmaterial des Eies sich in gesetzmäßiger Weise allmälig unter dem Einflusse der äußeren Agentien in die einzelnen Körpertheile und Organe des Embryo verwandeln sehen, so schließen wir daraus auf eine bestimmte von vornherein mit dem Ei gegebene Disposition von Massen und Kräften. Die Gültigkeit dieser Schlußfolgerung kann durch den Umstand nicht beeinträchtigt werden, daß das Ei zu seiner Entwickelung der befruchtenden Einwirkung der Samenfäden bedarf. Es geht hieraus nur hervor, daß jenes System von Massen und Kräften noch der Zufügung einer neuen Bedingung bedarf, damit es das Spiel seiner Wirkungen und Gegenwirkungen entfalte; daß der Complex von Eigenschaften, den wir in dem Ei voraussetzen, sich vorher in einem Zustande des relativen Gleichgewichtes befinde. Durch diese einfache Ueberlegung kommen wir zu dem Resultate, daß die Samenfäden im Augenblicke der Berührung dem Ei nicht etwa gewisse vollkommen neue Kräfte und Fähigkeiten mittheilen, sondern nur die vorhandenen erwecken und zu einer bestimmt geregelten Leistung veranlassen.

Die Richtigkeit dieser Annahme können wir nicht länger bezweifeln,

Digitized by Google

seitdem wir die Ueberzeugung gewonnen haben, daß die ersten Schritte der Embryonalentwickelung nicht selten auch in unbefruchteten Eiern stattfinden. Ich meine hier nicht das Verschwinden des Keimbläschens, das man früher bekanntlich von der Einwirkung der Samenfäden abhängig machte, sondern die Erscheinungen der Dotterfurchung. Wenn man einen Haufen von unbefruchteten Froscheiern sorgfältig durchsucht, dann wird man hier und da gewiß einzelne Dotter finden, die in unverkennbarer Weise die ersten Stadien des Furchungsprocesses darbieten. In manchen Fällen kommt es allerdings nicht zu einer förmlichen Furchung, sondern nur zur Bildung einiger Vertiefungen, die in der Richtung der ersten Furchungslinien verlaufen; aber bisweilen sieht man auch deutliche Fälle einer Zwei- und Viertheilung. Spätere Stadien erscheinen in der Regel höchst unregelmäßig und turbulent, bis die einzelnen Furchungskugeln schließlich auseinander fallen und der ganze Dotter in eine breiige Masse sich auflöst. An diese Fälle schließt sich eine interessante Beobachtung von Bischoff (Annal. des scienc. nat. 1844. T. II. p. 135), der bei einer Sau, deren Brunst ohne Begattung vorübergegangen war, in dem Oviducte eine Anzahl von Eiern auf den verschiedensten Stadien der Furchung (mit 2, 4 und vielen Furchungskugeln) antraf. Bei manchen Thieren scheinen diese Veränderungen noch weiter zu gehen. C. Vogt (Bilder aus dem Thierleben, S. 216) beobachtete die unbefruchteten Eier einer Meerschnecke, Firola, in denen die Dotterklüftung bis zur Bildung der Embryonalzellen hinführte, so daß sich einzelne Dotter selbst mit Wimperhaaren bedeckten und zu drehen anfingen. Nach den Angaben von Herold (de generat. insector. in ovo) soll sich in den unbefruchteten Eiern des Seidenspinners sogar ein förmlicher Embryo ausbilden, ohne jedoch zum Ausschlüpfen zu kommen.

Dieser letzte Fall betrifft eine Thiergruppe, für die man schon seit langer Zeit die Möglichkeit einer spontanen Entwickelung aus unbefruchteten Eiern behauptet hat. Es existiren zahlreiche Beobachtungen, die dieses beweisen sollen. Aber den meisten sieht man es an, daß sie nicht mit der nöthigen Vorsicht angestellt sind (vergl. v. Siebold, Ztschrft für wissensch. Zool. I. S. 53). Gerade bei den Insecten kann leicht eine Täuschung stattfinden. Die Männchen dieser Thiere sind in der Regel außerordentlich beweglich und mit einem starken Begattungstriebe ausgerüstet, so daß sie die Weibchen an den verborgensten Orten aufsuchen. Sie sind überdies nicht selten von einer abweichenden Größe, Form und Bildung. Dazu kommt, daß zwischen der Zeit der Begattung und dem Eierlegen sehr häufig ein längerer Zwischenraum von Wochen und Monaten liegt, daß hier und da (wie man es bei den Heuschrecken beobachtet hat) die Begattung schon vor der vollständigen Ausbildung, in den letzten Stadien des Larvenlebens, stattfindet u. s. w.

Ob man indessen nicht zu weit geht, wenn man ohne Weiteres alle diese Fälle für unzuverlässig und verdächtig erklärt, wollen wir dahin gestellt sein lassen. Ist es wahr, daß sich in dem unbefruchteten Ei des Seidenspinners wirklich ein Embryo entwickelt, dann werden wir auch die Möglichkeit zugeben müssen, daß dieser Embryo unter günstigen Umständen zum Ausschlüpfen kommen könne. Und wirklich giebt es eine Anzahl von Fällen, die sich bei einer unbefangenen Betrachtung einstweilen kaum anders, als durch die Annahme einer spontanen Entwickelung, erklären lassen möchten. Sie betreffen außer den Daphnoiden namentlich einige Sackträgerarten (Talaeporia lichenella und Psyche helix), aus deren Eiern man eine Reihe von Generationen

Digitized by Google

hindurch immer nur weibliche Individuen erziehen konnte (vergl. v. Siebold, 28. Bericht der schlesisch. Gesellschaft für vaterl. Cultur S. 84). Man hat diese Thatsache freilich durch die Annahme erklären wollen, daß die betreffenden Individuen keine wirkliche Weibchen seien, sondern, wie die ersten Generationen der Blattläuse, geschlechtslose Individuen, die sich durch Keimkörner oder sogenannte innere Knospen fortpflanzten; allein ich habe durch eine sorgfältige Untersuchung ihrer Zeugungsproducte mich von der Unrichtigkeit dieser Vermuthung überzeugen müssen. Der Inhalt der Keimdrüse besteht eben so wohl bei den Daphnoiden, als auch bei Talaeporia lichenella aus unverkennbaren Eiern mit Keimbläschen, die sich von den befruchtungsfähigen Eiern der verwandten Thiere weder durch ihren Bau, noch durch ihre Bildung [1]) unterscheiden. Nach den Beobachtungen von Zenker (Müller's Arch. 1851. S. 115) findet sich bei den Daphnoiden überdies keinerlei Verschiedenheit zwischen den Individuen, die mit und ohne Hülfe der Männchen sich fortpflanzen. Dasselbe Individuum, dessen Nachkommen sich anfangs spontan entwickelten, läßt sich späterhin nicht selten in gewöhnlicher Weise befruchten.

Wenn diese Fälle sich in der Folge nicht noch einmal auf eine unvermuthete Weise aufklären sollten, so beweisen sie allerdings zur Genüge, daß (unter gewissen Verhältnissen) auch die unbefruchteten Eier einiger Thiere zu einem Embryo sich ausbilden können. Man hat übrigens aus principiellen Gründen auch für solche Fälle den Hauptsatz der geschlechtlichen Zeugungslehre durch die Annahme aufrecht halten wollen, daß eine einmalige Befruchtung mitunter für mehrere auf einander folgende Generationen ausreiche; allein wir verschmähen es, von einem Ausspruche Gebrauch zu machen, der unsere Unwissenheit nur mit einer Phrase übertüncht und mit allen unseren Kenntnissen von den Bedingungen der Befruchtung (S. 903) in geradem Widerspruche steht.

Doch die Frage nach der spontanen Entwickelung mag sich nun späterhin entscheiden, wie sie wolle, so viel ist ausgemacht, daß die Molekule des Eies sich schon vor der Befruchtung in einem hohen Grade der Spannung befinden, der sich nicht selten durch mancherlei mehr oder minder auffallende Veränderungen kund giebt. Es bedarf nur eines Impulses, und die Bewegungen, die jetzt vielleicht bald nach ihrem Anfang wieder erlöschen oder in ungeordnete Vorgänge ausarten, werden an Intensität gewinnen und in bestimmter Richtung allmälig bis zur Ausscheidung eines Embryo hinführen. Wenn wir nun sehen, daß die unbefruchteten Eier (vielleicht mit einigen wenigen Ausnahmen) constant zu Grunde gehen, während die befruchteten sich in gesetzmäßiger Weise bis zu einem Embryo entwickeln, bedarf es dann noch eines weiteren Beweises, daß es die Einwirkung der Samenfäden ist, durch die sich dieser Impuls den Eiern mittheilt?

Auf die Frage nach der Wirkungsweise der Samenkörper können wir mit unseren heutigen Kenntnissen von der Phänomenologie der Befruchtung und Entwickelung möglicher Weise nur zweierlei Antworten geben.

---

[1]) Die Entwickelung der Schmetterlingseier ist bekanntlich so eigenthümlich, daß hier eine Täuschung ganz unmöglich ist. Alles, was wir in dieser Hinsicht früher (S. 803) bemerkt haben, gilt nach meinen Beobachtungen mit unbedeutenden Verschiedenheiten auch für den Inhalt der Keimdrüsen bei Talaeporia.

Digitized by

Entweder

wirken die Samenkörperchen auf die Eier durch Uebertragung ihrer Materie, nach den Gesetzen der chemischen Affinität,

oder

sie wirken, wie Fermentkörper, durch Uebertragung ihres inneren Zustandes, nach den Gesetzen des sogenannten Contactes.

So lange man die Samenflüssigkeit für das eigentlich Befruchtende hielt, lag es natürlich nahe, an eine einfache chemische Einwirkung derselben zu denken [1]). Auch heute zählt diese Ansicht immer noch ihre Vertheidiger, selbst unter solchen, welche die befruchtende Kraft den Samenkörperchen zuschreiben. Die Samenkörperchen, die anfangs an der Dotterhaut anhängen, gehen später verloren; man wird möglichenfalls daraus schließen können, daß sie allmälig sich auflösen und ihre Substanz der Dottermasse zumischen. Daß dieses geschieht, können wir natürlich nicht in Abrede stellen, aber daß erst dadurch die Befruchtung eingeleitet wird, ist entschieden unrichtig, weil die Einwirkung der Samenkörperchen, wie wir uns früher überzeugt haben, schon augenblicklich nach der Berührung mit dem Dotter anhebt.

Unter solchen Umständen bleibt uns nichts Anderes übrig, als die Einwirkung der Samenkörperchen bei der Befruchtung jener Gruppe von Erscheinungen beizurechnen, die früherhin als Aeußerungen einer sogenannten katalytischen Kraft betrachtet wurden und erst durch Liebig's Genialität auf ihre physikalischen Causalitätsverhältnisse zurückgeführt sind. Das Sperma wirkt bei der Berührung, wie das Contagium wirkt oder der faulende Körper, nicht durch die verwandtschaftlichen Beziehungen zu dem Ei, sondern dadurch, daß es den Molekulen desselben eine bestimmte Bewegung mittheilt, die von Atom zu Atom sich fortpflanzt und neue Lagerungsverhältnisse, neue Formen und Qualitäten je nach den schon vorhandenen Combinationen hervorruft. Die Mittheilung dieser molekularen Bewegung erfüllt die Bedingungen zur Entwickelung des Embryo.

Schon früher hat man (namentlich Treviranus, Biologie Bd. III. S. 405) das Sperma nach seiner Wirkungsweise nicht selten mit einem Contagium, die Befruchtung mit einer Ansteckung verglichen, allein damit war natürlich nur wenig gewonnen, so lange die Natur des Contagiums und der Ansteckung eben so dunkel war, wie die des Samens und der Befruchtung. Es war eine glückliche Ahnung, die hier der wissenschaftlichen Erkenntniß vorgriff. Daß die Ansteckung durch ein Contagium auf eine mitgetheilte Molekularbewegung zurückzuführen sei, hat Liebig schon in geistreicher und überzeugender Weise dargethan, daß aber auch die Befruchtung der Eier durch den Samen von diesem Gesichtspunkte aus gedeutet werden müsse, kann nach der Auseinandersetzung von Bischoff (Müller's Arch. 1847. S. 423) nicht länger bezweifelt werden. In unverkennbarer Weise spricht hierfür nicht bloß die Natur der Bildungsmaterialien, die durch ihre leichte Zersetzlichkeit sich auszeichnen, nicht bloß die Mächtigkeit der nach der Befruchtung auftretenden Molekularbewegungen, die mit der Minimalgröße der einwirkenden Substanz in gar keinem Verhältnisse steht, sondern auch die Natur der befruchtenden Stoffe, die leichte Zerstörbarkeit derselben durch Agentien, die auch sonst als die hauptsächlichsten Hindernisse der Contactwirkung bekannt sind.

---

[1]) In diesem Sinne hat man früher auch die Dotterfurchung hier und da als einen Vorgang gedeutet, der die Aufgabe habe, die Contactfläche zwischen Dotter und Samenflüssigkeit zu vergrößern.

Die Bewegung, um deren Mittheilung es hier sich handelt, ist natürlicher Weise nicht die locomotorische Bewegung der Samenfäden, die höchstens einen mechanischen Stoß veranlassen könnte, sondern jene innere Molekularbewegung, auf deren Anwesenheit schon die Fähigkeit der Locomotion uns hinweist (S. 825). Auch da, wo die Samenkörperchen ohne sichtbare Bewegungen sind, wird dieser Umsetzungsproceß im Inneren vorhanden sein und bei der Berührung auf die Molekule des Eies, die ohnehin ja schon in größter Spannung sind, sich fortpflanzen können. Die ersten Aeußerungen dieser mitgetheilten Bewegung manifestiren sich überdies unter einer Form, die ihre Abstammung von den Samenkörperchen deutlich kund giebt. Der Furchungsproceß, der zuerst nach der Befruchtung in den Eiern auftritt, hat eine unzertrennbare Aehnlichkeit mit der Bildungsweise der Samenzellen, in deren Innerem späterhin die Samenfäden sich entwickeln.

Die Vorgänge im befruchteten Ei, die allmälig, wie wir wissen, zu der Ausscheidung des Embryo hinführen, erscheinen hiermit als das Product von zweierlei Factoren, von der primitiven Disposition des Bildungsmateriales, und von der molekularen Bewegung, die demselben von den Samenkörperchen bei der Berührung mitgetheilt wird.

Wir haben es früher bis zur Gewißheit wahrscheinlich machen können, daß jene primitive Disposition, von der die Möglichkeit einer bestimmten Entwickelungsweise abhängt, bei den einzelnen Thierformen mancherlei größere und geringere Verschiedenheiten darbietet. Ein Gleiches müssen wir aber auch für die Form der Molekularbewegung beanspruchen, die den Samenkörperchen der einzelnen Thiere innewohnt und von dieser später auf die Eier übergeht. Freilich sind wir gänzlich außer Stande, den directen Nachweis hiervon zu liefern, indessen finden wir doch einigen Anhalt für diese Behauptung in dem Umstande, daß die Formen der Samenelemente, wie die Bildung der Eier nach den einzelnen größeren und kleineren natürlichen Gruppen außerordentlich wechseln.

Wenn wir nun aber ferner beobachten, daß das Resultat der gestaltbildenden Kräfte im speciellen Falle nicht bloß den Eltern im Allgemeinen ähnlich ist, sondern auch in einer Mittelform gewissermaßen die Eigenthümlichkeiten der Mutter und des Vaters wiederholt, so werden wir auch noch weiter zu der Behauptung getrieben, daß innerhalb der Grenzen, die der elementaren Disposition des Eies, wie der Form der Molekularbewegung in den Samenkörperchen durch die specifische Natur einer bestimmten Thierart gesteckt sind, je nach der individuellen Eigenthümlichkeit der Mutter und des Vaters noch mancherlei Schwankungen vorkommen können. Mit diesen wenigen Andeutungen müssen wir uns hier begnügen, da eine weitere Durchführung unseres Gedankens eine Menge von Voraussetzungen macht, die erst mit dem Probleme der Gestaltbildung überhaupt erfüllt werden können. Jedenfalls werden sie zu der Ueberzeugung hinreichen, daß die Erblichkeit gewisser körperlicher Züge und Anlagen (vgl. hierüber namentlich die Zusammenstellungen bei Hofacker a. a. O. S. 81 und Burdach a. a. O. I. S. 563 ff.), so auffallend sie auch ist, doch keineswegs die Möglichkeit einer physikalischen Deutung von vornherein abschneidet.

Beiläufig wollen wir hier übrigens noch darauf hindeuten, daß gerade diese Vererbung der körperlichen Eigenthümlichkeiten von Seiten der Eltern auf die Nachkommen uns einen Blick in die hohe Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung überhaupt giebt. Es ist eine bekannte Thatsache, daß eine durch mehrere Generationen hindurch fortgesetzte Verhei-

Digitized by Google

rathung naher Verwandten, also eine Fortpflanzung unter Verhältnissen, in denen sich die körperlichen Schwächen und Gebrechen der Eltern allmälig summiren, schließlich bis zu einer vollkommenen Ausartung hinführt. Aehnliches wird natürlich auch von den Thieren gelten; Aehnliches auch namentlich von der Selbstbefruchtung der Zwitter und von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei der ja bekanntlich die Möglichkeit einer jeden Kreuzung ausgeschlossen bleibt. Gewiß ist unter solchen Umständen die geschlechtliche Fortpflanzung ein sehr geeignetes Mittel, durch die Vereinigung zweier fremder Individualitäten jener Ausartung vorzubeugen. Wir sehen freilich zahlreiche Geschöpfe sich ausschließlich durch eine Selbstbefruchtung und geschlechtslose Vermehrung ohne merkliche Ausartung erhalten, aber das kann doch nur beweisen, daß die Empfänglichkeit der einzelnen Thierformen für die äußeren depravirenden Eindrücke eine verschiedene sei. Bei den höheren Thierformen möchte die Integrität des Lebens ohne die Einrichtung einer geschlechtlichen Vermehrung gewiß im höchsten Grade gefährdet erscheinen.

6. Bastardzeugung.

Daß wir mit Recht für eine jede einzelne Thierart neben einer bestimmten Disposition des Keimes auch eine eben so specifische Form der Molekularbewegung in den Samenkörperchen beansprucht haben, möchte sich schon aus den vorhergehenden Mittheilungen über die Erblichkeit von körperlichen Anlagen und Zuständen, die in gleicher Weise für den Vater, wie für die Mutter gelten, ergeben haben. Noch deutlicher tritt uns dieses aber bei der Bastardzeugung entgegen. Auch hier steht der Sprößling zwischen Mutter und Vater in der Mitte, bald vielleicht mehr nach der einen, bald mehr nach der anderen Seite sich hinneigend, sonst aber doch die wesentlichen Charaktere der beiden elterlichen Thierformen in sich vereinigend. Je verschiedener diese sind, desto eigenthümlicher und fremdartiger muß sich natürlich die neue Lebensform gestalten.

In diesem Umstande liegt nun aber auch zugleich die Nothwendigkeit für eine Beschränkung der Bastardbildung. Die einzelnen Thierformen sind, wie wir wissen, nicht bloß mit ihren verschiedenen Organen zu einem zusammenhängenden Ganzen abgeschlossen, sondern auch in zweckmäßiger Weise an gewisse äußere Lebensverhältnisse angepaßt; wäre die Fortpflanzung derselben nicht durch bestimmte Gesetze geregelt, könnte jedes beliebige Samenkörperchen ohne Unterschied ein jedes Ei befruchten, so würden unzählige Geschöpfe geboren werden, die gleich nach der Geburt an den inneren und äußeren Widersprüchen ihres Baues zu Grunde gingen. Nicht bloß die Existenz der einzelnen Thierarten, auch die der gesammten thierischen Schöpfung würde unter solchen Umständen auf dem Spiele stehen.

Mit Recht hat man es hiernach von jeher als eine bedeutungsvolle Einrichtung bezeichnet, daß zunächst nur die *Individuen derselben Lebensform zur Production einer Nachkommenschaft auf einander angewiesen sind, daß die Bastardzeugung nicht als Norm, sondern nur als Ausnahme von der Regel eine beschränkte Geltung findet.*

Die Möglichkeit dieser Einrichtung beruht zum Theil auf der verschiedenen Bildung der Geschlechtsorgane bei den einzelnen Thierformen. Männliche und weibliche Theile müssen sich zum Zwecke der Begattung einander

Digitized by Google

entsprechen; nur solche Thiere werden sich also ohne Unterschied der Art bei dem Begattungsgeschäfte vertreten können, die einen ähnlichen Bau der Geschlechtsorgane besitzen, und das sind immer nur verwandte Thierformen. Die Fälle, in denen man vielleicht die Hunde mit Katzen und Schweinen, die Pferde mit Kühen, die Hühner mit Enten (vgl. Hofacker a. a. O.), in denen man unter den Käfern etwa Cantharis melanura mit Elater niger, Donacia simplex mit Attelabus coryli (Germar's Magaz. 1821. Th. IV. S. 404) u. s. w. sich begatten sah, gehören zu den größten Seltenheiten, obgleich diese Thiere immer noch mancherlei verwandtschaftliche Züge in Bau und Lebensweise darbieten. In der Regel sind die verschiedenen Thierformen, die sich unter einander begatten (vgl. Bronn, Geschichte der Natur II. S. 164), nur die nächst verwandten Glieder desselben Genus. Und auch unter diesen ist die Begattung verhältnißmäßig außerordentlich selten. Es ist, als ob eine innere Abneigung die verschiedenen Thierformen von einer geschlechtlichen Vermischung fern hielte, als ob es besonderer äußerer Verhältnisse bedürfe, um diese Abneigung zu überwinden. In der That ist es auch hinreichend bekannt, daß unter dem Einfluß des Menschen bei gefangenen und gezähmten Thieren die Begattung verschiedener Arten ungleich häufiger geschieht als im Freien.

Aber selbst dann, wenn vielleicht eine ungleichartige Begattung geschieht, scheitert die Bastarderzeugung noch oftmals an der Verschiedenheit der beiderseitigen Keimstoffe. Rusconi (Müller's Arch. 1840. S. 185) befruchtete die Eier des Frosches mit dem Samen der braunen Kröte. Bei der größeren Mehrzahl der Eier ohne Erfolg. Nur in einigen wenigen trat eine Furchung ein, aber sie verlief meist unregelmäßig und tumultuarisch, und führte auch bei normalem Verlaufe nicht bis zur völligen Entwickelung des Embryo.

Aus diesen und ähnlichen Erfahrungen dürfen wir nun abnehmen, daß die Eier der einzelnen Thierformen zunächst nur für die molekulare Einwirkung der zugehörenden Samenkörperchen disponirt sind, wenn auch bei der unläugbaren Thatsache der Bastardzeugung immerhin eine gewisse Breite der Empfänglichkeit hier zugestanden werden muß. Wie weit sich indessen diese Fähigkeit zu einer fruchtbaren Wechselwirkung zwischen den Zeugungsproducten verschiedener Thierformen erstrecke, wird sich wohl schwerlich jemals von vornherein feststellen lassen. Die Erfahrung (vgl. außer Burdach und Hofacker besonders R. Wagner in Prichard's Naturgesch. des Menschengeschlechts I. S. 440, Bronn a. a. O. S. 172 ff., Morton, Silliman's Journ. 1847. p. 50 und 203, wo wohl so ziemlich alle bekannten Fälle von Bastardzeugung zusammengetragen sind) spricht jedoch für die Annahme, daß die Grenzen hier ziemlich eng gesteckt sind. Wenn wir von einigen unvollständig verbürgten und zweifelhaften Fällen — zwischen Hirsch und Pferd, Reh und Schafbock, Katze und Marder, Ente und Perlhuhn u. s. w. — absehen, so beschränkt sich die Bastardzeugung fast nur auf die nächst verwandten Arten desselben Genus (z. B. Pferd und Esel und Zebra, Hund und Wolf oder Fuchs, Löwe und Tiger, Schaf und Ziege, Hase und Kaninchen; Birkhuhn und Auerhenne, Fasan und Haushuhn, Gans und Schwan, Kanarienvogel und Stieglitz oder Zeisig, Karpfen und Karausche oder Gibel u. s. w.).

Was die Producte einer solchen ungleichartigen Kreuzung, die Bastarde selbst, betrifft, so zeigen dieselben auch bei einer sonst vielleicht ganz ausgebildeten Organisation auffallender Weise fast beständig eine merkliche Verkümmerung ihrer Geschlechtsorgane. Ob man solches vielleicht

Digitized by Google

als einen Beweis ansehen darf, daß bei der Zeugung dieser Geschöpfe die Bedingungen der Entwickelung nur unvollständig erfüllt seien, wollen wir dahingestellt sein lassen. Die Thatsache selbst kann jedoch keinenfalls einem Zweifel unterliegen.

Am augenscheinlichsten ist diese Verkümmerung bei den männlichen Individuen, deren Leitungsapparate und Hoden nicht bloß sehr allgemein viel kleiner erscheinen, als bei den Stammeltern, sondern auch der ausgebildeten Samenelemente entbehren. Bei den Maulthierhengsten hat man, wenigstens in unseren Klimaten, bisher statt der Samenfäden bloße zellige Elemente auffinden können (so nach den älteren Beobachtungen von Hebenstreit, Bonnett, Gleichen, wie nach den neueren von Prevost et Dumas, Ann. des scienc. nat. T. I. p. 182, Hausmann, über den Mangel der Samenthierchen bei Maulthieren 1844). Aehnlich verhält es sich mit vielen Bastarden unserer Canarienvögel, obgleich hier nach Wagner's Untersuchungen (Physiologie S. 30) in manchen Fällen auch unvollständig entwickelte Samenfäden (ohne Korkzieherspirale und von geringerer Größe) vorkommen[1]). Die weiblichen Theile sind in der Regel sehr viel entwickelter. In dem Ovarium der weiblichen Vogelbastarde fand Wagner zahlreiche Eier mit Keimbläschen, aber immer nur auf den früheren Stadien der Entwickelung.

Hier und da giebt es freilich auch Ausnahmen, namentlich, wie es scheint, in den wärmeren Gegenden. De Nanzio (intorno al concepimento ed alla figliatura di una mula p. 13) beschreibt die vollständig entwickelten Eichen und Genitalien einer Maulthierstute, und Brugnone (Trattato delli Razze) will sogar bei den Maulthierhengsten Italiens wirkliche bewegliche Samenfäden gefunden haben. Jedenfalls ist es aber unter solchen Umständen hinreichend erklärlich, warum die Bastarde in der Regel ohne Nachkommen bleiben. Als allgemeines Gesetz können wir freilich die Sterilität dieser Thiere nicht hinstellen, da einige zweifelhafte Fälle von Fruchtbarkeit bei denselben beobachtet sind (vgl. für die Maulthiere außer A. Wagner in der neuen Ausgabe von Schreber's Säugethieren Bd. VI. auch besonders de Nanzio a. a. O.). Aber alle diese Fälle beziehen sich nur auf eine Anpaarung der Bastarde mit den Stammthieren, und zwar vornehmlich, wie es scheint, der weiblichen Bastarde, deren Geschlechtselemente auch wirklich, wie wir gesehen haben, weit weniger auffallend hinter ihrer normalen Entwickelung zurückbleiben. In den heißeren Gegenden, schon im südlichen Spanien, sollen allerdings auch (nach Morton) bisweilen die Maulthiere unter einander eine Nachkommenschaft hervorbringen, indessen dürften diese Angaben doch wohl noch einer weiteren Bestätigung bedürfen.

II. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Wenn wir die zweierlei verschiedenartigen Zeugungsstoffe, die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zum Zwecke der Embryonalbildung auf einan-

---

[1]) Ebenso findet sich bei den Bastardpflanzen, deren Erzeugung überhaupt unter denselben Gesetzen steht, wie die der thierischen Bastarde, eine mangelhafte Entwickelung des Pollens. Vgl. Wiegmann, in Froriep's N. Not. 1839. Nr. 232.

Digitized by Google

der einwirken, nach ihrem relativen Werthe abschätzen, so werden wir den Producten der weiblichen Geschlechtsthätigkeit, den Eiern, jedenfalls die größere Bedeutung zuschreiben müssen. Sie sind es ja, die das Material zum Aufbau des Embryo enthalten, die in das neue Thier sich umwandeln, während die Aufgabe der Samenkörperchen in einfacher Weise auf die Herbeiführung gewisser Bedingungen beschränkt ist, um die Metamorphose dieses Bildungsmateriales einzuleiten.

Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung haben wir es nur noch mit einem einzigen Zeugungsstoffe zu thun, mit einer Masse, die sich insofern an die weiblichen Geschlechtsproducte anreiht, als sie das Bildungsmaterial des neuen Thieres darstellt. Aber dadurch unterscheidet sich dieselbe von den keimfähigen Producten des weiblichen Geschlechtslebens, daß sie bereits alle die Bedingungen einer weiteren Entfaltung in sich trägt. *Das Bildungsmaterial, das zum Zwecke der ungeschlechtlichen Vermehrung producirt wird, ist nicht bloß eine keimfähige Anlage, sondern schon ein Keim, der sich ohne Weiteres in ein neues Thier verwandelt*; es ist, wenn wir die Analogie mit dem Ei festhalten wollen, nicht dem unbefruchteten, sondern dem befruchteten Dotter zu vergleichen. In neuerer Zeit hat man von namhafter Seite sogar behaupten hören (vgl. Owen, Edinb. new philosoph. Journ. 1851. p. 268), daß das Substrat der ungeschlechtlichen Entwickelung in der That nichts Anderes sei, als ein Ueberbleibsel des primitiven Dotters, den das Thier bei seiner Bildung aus dem befruchteten Ei in das spätere Leben mit hinüber genommen habe!

Eine weitläufige Widerlegung dieser Ansicht wollen wir hier nicht versuchen. Es wird dieselbe wohl schwerlich jemals zu einer größeren Geltung kommen. Sehen wir doch die ungeschlechtliche Vermehrung gerade vorzugsweise bei solchen Thierformen, deren Eier von Anfang an so spärlich ausgestattet sind, daß sie nicht einmal für die eigenen embryonalen Bedürfnisse ausreichen — und von dieser Masse soll vielleicht noch für Hunderte und Tausende von neuen Keimen übrig bleiben? Für uns ist das Substrat der ungeschlechtlichen Entwickelung, wie das der geschlechtlichen, eine Neubildung, ein überschüssiges Material, das im Laufe des individuellen Lebens gewonnen wird. Der Unterschied, der sich in den Schicksalen dieser beiden Stoffe kundgiebt, weist nur auf eine Verschiedenheit der Molekulardisposition hin. Daß wir diese Verschiedenheit nicht nachzuweisen verstehen, kann unser Urtheil nicht bestimmen, um so weniger, als hier ja einstweilen noch eine jede Sicherheit der Anknüpfungspunkte fehlt. Uebrigens finden sich auch wirklich mancherlei auffallende Differenzen zwischen den Producten der ungeschlechtlichen, wie der geschlechtlichen Zeugungsthätigkeiten (in der histologischen Bildung, dem Verhältniß zum Mutterthier u. s. w.). Wir dürfen selbst vermuthen, daß diese Differenzen für die Leistungen der betreffenden Gebilde nicht gleichgültig seien, aber auf der anderen Seite sind wir noch weit davon entfernt, den causalen Zusammenhang dieser Erscheinungen mit Bestimmtheit nachzuweisen.

Was das Zeugungsgeschäft betrifft, so ist dieses bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung begreiflicher Weise sehr viel einfacher gestaltet, als bei der geschlechtlichen. Mit der Duplicität der Zeugungsstoffe sind alle jene mannigfachen Thätigkeiten und Leistungen, die an dieselben anknüpfen, ist das ganze Geschlechtsleben im engeren Sinne des Wortes hinweggefallen. Nur das Brütegeschäft ist übrig geblieben und dieses macht hier eben keine besonderen Voraussetzungen. Die jungen Sprößlinge bleiben allerdings beständig

Digitized by Google

eine längere Zeit mit ihrem Mutterthiere in Verbindung, aber diese wird, wie wir uns überzeugen werden, überall nur durch die einfachsten Mittel herbeigeführt.

Gerade diese Einfachheit des Zeugungsgeschäftes ist es übrigens, die uns die hohe Bedeutung der ungeschlechtlichen Vermehrung für manche Lebensformen erkennen läßt. Was bei der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Bildung der Eier und Samenkörperchen, was für die mannigfach wechselnden Thätigkeiten des geschlechtlichen Lebens verausgabt werden muß, das Alles wird bei der ungeschlechtlichen Vermehrung ausschließlich auf ein directe Production von Nachkommen verwendet. Die ungeschlechtliche Vermehrung ist also von beiderlei Fortpflanzungsarten die ergiebigere, sie ist selbst unter Umständen und Verhältnissen möglich, wo die Ausgaben einer geschlechtlichen Vermehrung vielleicht auf keinerlei Weise bestritten werden könnten.

1. Die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

a. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Keimkörner oder Keimzellen.

Schon bei einer früheren Gelegenheit haben wir erwähnt, daß die Vermehrung durch Keimkörner oder Keimzellen von allen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten formell sich am meisten an die geschlechtliche Vermehrung anschließt. Die Keimkörner sind, gleich den Eiern, isolirte Massenaggregate, die im Inneren des mütterlichen Körpers gebildet werden oder in ein neues Thier sich verwandeln. In der Regel geschieht die Bildung dieser Elemente frei in der Körpermasse oder in der Leibeshöhle der Mutterthiere. Man hat früher in diesem Umstande einen durchgreifenden Unterschied zwischen Keimkörnern und Eiern sehen wollen, allein wir wissen jetzt, daß sich bei manchen Thieren auch die Eier frei in der Leibeshöhle bilden. Ueberdies giebt es auf der anderen Seite auch Thierformen (die Blattläuse), bei denen die Keimkörner in einem eigenen Apparate entstehen, der sich nicht bloß nach Art der Geschlechtsorgane aus einer keimbereitenden Drüse und einem Ausführungsgange zusammensetzt, sondern auch nach Umrissen und Lagerungsverhältnissen mit den Generationswerkzeugen der weiblichen Thiere übereinstimmt. Die einzige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit desselben besteht (vgl. v. Siebold, Froriep's N. Not. Bd. XII. S. 308) in der Abwesenheit derjenigen Einrichtungen, die bei den weiblichen Individuen auf den Verkehr mit den Männchen Bezug haben (Samentasche).

Das Vorkommen der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Keimkörner beschränkt sich nach unseren gegenwärtigen Erfahrungen fast ausschließlich auf die Gruppen der Trematoden und Infusorien, ist aber in diesen, wie es scheint (für die Infusorien verweise ich namentlich auf die schönen Beobachtungen von Cohn und Stein in der Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. III. S. 257 und 475), sehr allgemein verbreitet. Unter den Insecten kennt man dieselbe mit Sicherheit bis jetzt nur bei den Blattläusen (Aphis). Allerdings hat man diesen nicht selten auf noch andere Arthropoden anweisen wollen, was man hier aber mit dem Namen der (inneren Knospen oder) Keimkörner

Digitized by Google

bezeichnete, haben wir oben — es gilt das wenigstens für Talaeporia und Daphnia — nach Bau und Entwickelung für genuine Eier in Anspruch nehmen müssen. Mit welchem Rechte dieses geschehen sei, wird durch eine Vergleichung mit den wirklichen Keimkörnern leicht erkannt werden können.

Ich beobachtete die Bildung und Entwickelung der Keimkörner namentlich bei Distomum duplicatum, wo diese Vorgänge sich in allen ihren einzelnen Phasen leicht verfolgen lassen. In der ersten Zeit der Bildung erscheinen die Keimkörner als einfache Zellen, die sich den übrigen Bildungszellen des thierischen Körpers anschließen und sich von den Eiern nicht bloß durch Kleinheit und Einfachheit des Kernes, sondern auch namentlich durch die geringe Menge und die fast homogene Beschaffenheit ihres Inhaltes unterscheiden. Die Genese dieser Zellen geschieht nach dem bekannten, von Schleiden und Schwann beschriebendn Typus der Zellenbildung. Zuerst entsteht (vielleicht durch Verschmelzung kleiner scharf contourirter Körnchen) ein granulirter sphärischer oder ovaler Körper von etwa $^1/_{300}$‴, der die physikalischen und chemischen Eigenthümlichkeiten eines Zellenkernes besitzt und sich sehr bald mit einer anfangs dicht anliegenden Zellenhaut bekleidet. Durch die Bildung eines Zelleninhaltes hebt sich diese Haut allmälig von dem Kerne ab; die Zelle verwandelt sich in ein gekerntes Bläschen, das durch fortwährendes Wachsthum ziemlich schnell um das Drei- bis Vierfache des ursprünglichen Durchmessers sich vergrößert.

Das Gebilde, das auf diese Weise seinen Ursprung genommen hat, ist nun die Keimzelle, die sich ohne Unterbrechung durch eine fortlaufende Reihe von Veränderungen in das neue Thier verwandelt. Die ersten Schritte dieser weiteren Entwickelung manifestiren sich, wie in den befruchteten Eiern, durch die Bildung der Embryonalzellen. Wenn die Keimzelle allmälig bis auf $^1/_{80}$‴ herangewachsen ist, dann verliert der Inhalt derselben zunächst seine ursprüngliche durchsichtige Beschaffenheit. Es tritt eine Trübung ein, die den Kern verdeckt und die inneren Vorgänge eine Zeitlang der weiteren Beobachtung entzieht. Wenn die Zelle sich wieder aufhellt, dann unterscheidet man im Inneren eine geringe Anzahl (3—4) kleiner gekernter Tochterzellen, die das Aussehen der primitiven Keimzelle haben und etwa $^1/_{200}$‴ messen. Der Kern der Keimzelle scheint verschwunden zu sein. Auf diese erste Bildung der Embryonalzellen folgt eine Vermehrung derselben, die mit der fortdauernden Vergrößerung der Keimzelle Schritt hält. In Keimzellen von $^1/_{40}$‴ zähle ich etwa 10—12 Embryonalzellen, in solchen von $^1/_{30}$‴ etwa 30—38. Auf welchem Wege die Bildung und Vermehrung dieser Zellen vor sich geht, kann ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, indessen vermuthe ich durch Neubildung im Inhalte der Mutterzelle. Jedenfalls muß das Wachsthum dieser Embryonalzellen sehr schnell geschehen, da dieselben fast beständig eine gleiche Größe besitzen und nur selten einzelne kleinere Embryonalzellen zur Beobachtung kommen. Von einer Theilung oder endogenen Vermehrung der einmal gebildeten Zellen habe ich mich nicht überzeugen können [1]).

[1]) Der Vorgang, den wir hier eben beschrieben haben, entspricht in augenscheinlicher Weise dem Furchungsproceß des befruchteten Eies. Allerdings ist er phänomenologisch von demselben verschieden, aber diese Verschiedenheiten scheinen völlig verständlich, sobald man die verschiedenen Zustände der Eier und Keimkörner ins Auge faßt. In den Eiern beginnt die Bildung der Embryonalzellen erst nach der Einwirkung der Samenkörperchen, zu einer Zeit, in der dieselben schon alles Bil-

Digitized by Google

Nachdem die Vergrößerung der Keimzelle und die Vermehrung der Embryonalzellen im Inneren noch eine Zeitlang gewährt hat, scheint die Hülle der Mutterzelle endlich zu vergehen. Statt der ursprünglichen Keimzelle findet man dann nur noch einen zusammenhängenden Haufen kleiner Embryonalzellen, der unter fortwährender Größenzunahme schließlich durch dieselben Metamorphosen, die wir früher bei der geschlechtlichen Fortpflanzung an dem Zellenhaufen des Keimes kennen gelernt haben, die Organisation und Gestalt des späteren Thieres annimmt. Die Embryonen liegen natürlich ohne alle äußere Umhüllung im Inneren des Mutterthieres neben einander. Sie erreichen hier ihre vollständige Entwickelung und schlüpfen endlich aus, indem sie die Körperwände des Mutterthieres durchbrechen.

Die Vorgänge, die wir hier bei Distomum duplicatum geschildert haben, scheinen bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Trematoden überall wiederzukehren. Die Darstellungen, die Heßling (illustr. med. Ztg. 1852. I. S. 315) von der Entwickelung des Bucephalus polymorphus, und Kölliker (Ber. von der königl. zootom. Anstalt zu Würzburg S. 61) von der des Dicyema paradoxum gegeben haben, stimmen fast bis in die Einzelnheiten mit unseren Beobachtungen überein. Auch die Angaben von Steenstrup (Generationswechsel S. 51) und v. Siebold (Ztschr. für wiss. Zool. I. S. 354), die sich über verschiedene andere Trematodenformen erstrecken, lassen sich leicht und ungezwungen auf dieselben zurückführen. Nur V. Carus (zur näheren Kenntniß des Generationsgeschlechtes S. 10) giebt eine abweichende Beschreibung. Er läßt die Keimkörner des Distomum tardum durch eine Art Furchung aus dem Körperinhalte des Mutterthieres hervorgehen und ohne endogene Zellenbildung in den Embryo sich verwandeln. Die letztere Behauptung hat er inzwischen selbst schon zurückgenommen; auch die erstere ist schwerlich ganz genau und richtig. Die Mutterthiere von Distomum tardum möchten sich überhaupt zur Entscheidung dieser Frage nur wenig eignen, da die Wandungen derselben fast völlig undurchsichtig sind. Die Beobachtungen von Kölliker, Heßling und mir sind an einem sehr viel günstigeren Objecte angestellt worden.

Ueber die Bildung und Entwickelung der Keimkörner bei den Infusorien wissen wir bis jetzt kaum irgend etwas Sicheres. Nach Stein würden dieselben durch eine Metamorphose des sogenannten Kernes (den Stein deshalb auch Keimkern, nucleus germinativus, nennt, entstehen, was Cohn dagegen in Abrede stellt. Bei Stentor schien mir die Bildung der Keimkörner gleichfalls ohne Theilnahme des Kernes frei in der Leibesmasse des Mutterthieres vor sich zu gehen.

Für die Aphiden gilt im Wesentlichen dasselbe, was wir vorher für die Trematoden angemerkt haben. Die Keimkörner sind einfache Zellen, die, wie schon Leydig beobachtet hat (Oken's Isis 1848. S. 184 — mit Leydig's späteren Angaben in der Zeitsch. für wiss. Zool. II. S. 62 kann ich nach meinen Untersuchungen weniger übereinstimmen), in dem äußersten Ende der Keimröhren, in dem Keimfache, ihren Ursprung nehmen. Die kleinsten Zellen, die ich sah, maßen etwa $^1/_{400}$‴. Sie gleichen in ihrem Aussehen den Keimzellen der Trematoden. Auf welchem Wege sie sich bilden, habe ich nicht beobachten können, doch vermuthe ich dieselbe Genese, wie bei den eben er-

dungsmaterial enthalten. Bei den Keimzellen, die keiner Befruchtung bedürfen, geht die Production der Embryonalzellen dagegen parallel mit der Vergrößerung des Bildungsmateriales.

Digitized by Google

wähnten Thieren. Solcher Zellen findet man gewöhnlich 8—10 und meiſt von ziemlich verſchiedener Größe, bis $^1/_{200}$‴ und darüber. Die Mehrzahl der Zellen verharrt eine Zeitlang auf dieſem Stadium der Bildung; nur eine derſelben, die am meiſten nach unten oder außen gelegen iſt (wahrſcheinlich die älteſte), wächſt ſehr raſch, ſo daß ſie ſchon nach kurzer Zeit die umſchließenden Wandungen der Keimröhre kugelförmig auftreibt. Iſt ſie etwa $^1/_{100}$‴ groß geworden, ſo gehen damit dieſelben Veränderungen vor ſich, wie bei den Trematoden: der Inhalt trübt ſich, nimmt ein etwas körniges Ausſehen an und verwandelt ſich in Embryonalzellen. Die erſte Brut dieſer Tochterzellen entſteht in den peripheriſchen Schichten des Keimzelleninhaltes, während der centrale Kern das frühere körnige Ausſehen noch eine Zeitlang behält: es iſt der Unterſchied zwiſchen den Elementen des animaliſchen und vegetativen Blattes, der ſich in dieſer hiſtologiſchen Sonderung ausſpricht. Ueber die ſpäteren Phaſen der Entwickelung iſt Wenig zu bemerken. Die Keimzellenmembran verſchwindet ſchließlich, und der zurückbleibende Zellenhaufen metamorphoſirt ſich unter beſtändiger Größenzunahme auf dieſelbe Weiſe, wie der in Embryonalzellen verwandelte Dotter eines Inſectes bei der geſchlechtlichen Fortpflanzung. Während dieſer Vorgänge iſt die Keimzelle übrigens, wie das Inſectenei, von der nachfolgenden Brut allmälig aus ihrer früheren Lage verdrängt und immer mehr nach unten gerückt, ſo daß man gewöhnlich in den einzelnen Keimröhren eine ziemlich vollſtändige Stufenfolge von Embryonen hinter einander antrifft. Ihre vollſtändige Ausbildung erreichen dieſelben indeſſen erſt in dem unpaaren Keimgang, der die beiden Drüſen aufnimmt und an der Hinterleibsſpitze oberhalb des Afters nach außen führt.

In der Regel werden die Entwickelungsproducte der Keimkörner erſt zur Zeit ihrer vollſtändigen Ausbildung geboren. Indeſſen kennt man doch auch (unter den Infuſorien) einzelne Fälle, in denen dieſelben ſchon auf einer früheren und abweichenden Bildungsſtufe ein ſelbſtſtändiges Leben beginnen. Ob es Thiere giebt, deren Keimkörner nach Art der Eier in eine kapſelartige Hülle eingeſchloſſen und vor der Embryonalentwickelung abgelegt werden, müſſen wir einſtweilen noch unentſchieden laſſen. v. Siebold vermuthet dieſes allerdings (a. a. O. S. 361) für Gyrodactylus auriculatus, allein die Beſchreibung, die er von der ſogenannten Keimkapſel dieſes Thieres giebt (Keimbläschen, Dotterkörperchen, Form der Hülle), läßt uns darin nur ein gewöhnliches Ei vermuthen.

b. Die ungeſchlechtliche Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte.

Die ungeſchlechtliche Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte, durch Knoſpen und Theilſtücke, charakteriſirt ſich dadurch, daß der Embryo, der aus denſelben hervorgeht, beſtändig eine Zeitlang, bis zu ſeiner Ausbildung oder noch länger, continuirlich mit dem Mutterthiere zuſammenhängt. Das Material zum Aufbau des Embryo, das ſich ſonſt in iſolirte Maſſen abſondert, wird hier an gewiſſen mehr oder minder feſt beſtimmten Stellen des Körpers zwiſchen die Gewebstheile eingelagert, als ob es dazu beſtimmt wäre, durch ſeine Entwickelung die Größe und Geſtalt des Mutterthieres zu ergänzen.

Bei der Knoſpenbildung erſcheint dieſes Material im Anfange als eine hiſtologiſch ganz gleichförmige Maſſe, die ſich nach Art der Keimkörner unter beſtändiger Größenzunahme in einen eigenen Organismus verwandelt. Die Knoſpe iſt gewiſſermaßen ein Keimkorn, das ſich in der Subſtanz des

mütterlichen Körpers bildet und von da allmälig nach außen hervorwächst. Leider ist es uns bis jetzt noch nicht gelungen, die Entwickelung der Knospen bis auf ihre ersten Anfänge zurück zu verfolgen. Wir wissen deshalb auch nicht, ob die thierische Knospe, wie das Keimkorn (auch viele — vielleicht alle — vegetabilische Knospen), durch Weiterbildung aus einer einzigen Zelle hervorgeht, oder ob schon bei ihrer Anlage ein größerer Complex von histologischen Elementen zusammen wirken muß. Ueberhaupt ist uns die ganze histologische Bildung und Entwickelung der Knospe noch in einem hohen Grade unbekannt. C. Vogt behauptet (Bilder aus dem Thierleben S. 160), daß dieselbe niemals eine Zellenstructur habe, sondern stets nur eine einförmige Substanz ohne Zellenmembranen und Zellenkerne darstelle. Sollte sich diese Angabe bestätigen, so wäre sie allerdings eine eben so interessante, als wichtige Thatsache; indessen möchte ich mir doch erlauben, einstweilen an der allgemeinen Gültigkeit derselben noch zu zweifeln. Ich habe früher Gelegenheit gehabt, die Knospen eines proliferirenden Kiemenwurmes, Autolytus prolifer (Nereis prolifera Müll.) zu untersuchen, und glaubte hier wenigstens eine deutliche Zellenstructur beobachtet zu haben. Die Knospen unserer Süßwasserpolypen lassen diese Bildung allerdings nicht erkennen, aber bekanntlich ist auch das ganze Gewebe dieser Thiere (vgl. Ecker in der Zeitschr. für wissensch. Zool. I. S. 218) von einer zellenlosen, sehr eigenthümlichen Beschaffenheit. Wo ähnliche Verhältnisse wiederkehren, da mag auch immerhin die Knospe eine einfachere histologische Bildung besitzen.

Die morphologische Entwickelung der Knospen zeigt uns keine auffallenden Verhältnisse. Sie geschieht nach dem Gesetze derselben Differenzirung, deren allgemeineren Züge wir früherhin bei der Entwickelung aus dem befruchteten Dotter kennen gelernt haben. Durch eine fortlaufende Reihe von Metamorphosen, die natürlich bei den einzelnen Arten nach dem Typus der späteren Organisation auf die bunteste Weise wechselt, wird die anfangs gestaltlose rundliche oder keulenförmige Masse in einen selbstständigen Organismus umgebildet.

Die Fortpflanzung durch Knospen ist von allen ungeschlechtlichen Vermehrungsarten am weitesten verbreitet. Bei den Polypen und Scheibenquallen, den Bryozoen, Tunicaten, Bandwürmern u. a. niederen Thieren ist sie eine sehr gewöhnliche Erscheinung. Aber immer sind es nur bestimmte, mehr oder minder eng begrenzte Stellen des Körpers, welche die Fähigkeit der Knospenbildung besitzen. Die Knospen der meisten Thiere kommen seitlich am Körper hervor, bald in der Nähe des Hinterleibsendes oder der Mundöffnung, bald in der Mitte des Leibes, wie die sogenannten Adventivknospen der Pflanzen. Außer diesen lateralen Knospen giebt es aber auch axillare, die sich entweder, wie die Terminalknospen der Pflanzen, an dem Hinterleibsende bilden (Bandwürmer, Actinia prolifera u. a.) oder in die Continuität des Körpers (bei Autolytus prolifer u. a. Ringelwürmern zwischen zwei Segmente) einschieben. Die Thiere mit axillaren Knospen besitzen nur eine einzige Brutstätte, an der dann alle Sprößlinge successive nach einander hervorkommen. In den übrigen Fällen finden sich gewöhnlich mehrere solche Brutstätten, die bald symmetrisch einander gegenüberliegen, bald radiär im Umkreis des Körpers angebracht sind u. s. w.

Auf welche Verhältnisse diese Verschiedenheiten zurückzuführen sind, wissen wir nicht. Es liegt allerdings nahe, hier an die Besonderheiten des jedesmaligen Baues zu denken, allein wir finden nicht selten, daß auch verwandte Arten in dieser Hinsicht beträchtlich von einander abweichen. So

Digitized by Google

giebt es z. B. Scheibenquallen, deren Knospen an dem Mundstiele, und andere, deren Knospen in der Peripherie des Körpers an der Basis der Tentakeln hervorkommen, ohne daß wir dafür irgend einen physiologischen oder anatomischen Grund auffinden könnten.

Hier und da sprossen die Knospen auch aus stolonenartigen Verlängerungen des Körpers hervor, wie namentlich (nach Milne Edwards, hist. natur. des ascid. compos.) bei manchen festsitzenden Tunicaten. Es giebt selbst einige frei schwimmende Arten dieser Gruppe, die zur Production der Knospen einen bleibenden Stolo besitzen. Bei Doliolum (vgl. Krohn im Archiv für Naturgesch. 1852. I. S. 56) ist dieses Gebilde, der sogenannte Keimstock (stolo prolifer), als ein äußerer Körperfortsatz am Hinterleibsende angebracht, bei Salpa dagegen im Inneren der Leibeshöhle neben den Eingeweiden, so daß hier die junge Brut erst nach der Dehiscenz der umgebenden Wandungen geboren werden kann.

Wenn die Vermehrung durch Knospenbildung bereits eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den gewöhnlichen Wachsthumserscheinungen hat (besonders mit der Bildung einzelner äußerer Körperanhänge und Organe), so gilt dieses noch in einem viel höheren Grade von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung, die namentlich den Infusorien in großer Ausdehnung zukommt [1]), aber auch unter den höher organisirten Thieren (Polypen, Würmern) nicht vollständig vermißt wird. Bei den Geschöpfen, die sich auf diese Weise vermehren, zerfällt der Leib des Mutterthieres in zwei (oder mehrere) annäherungsweise gleiche Theile, von denen sich dann ein jeder auf dem Wege des gewöhnlichen Wachsthumes durch Regeneration der fehlenden Organe zu einem selbstständigen Wesen ausbildet. Das Material des neuen Thieres ist hier also nicht, wie bei den übrigen Fortpflanzungsarten, eine ursprünglich homogene Masse, die den Mittelpunkt einer selbstständigen Differenzirung abgiebt, nicht einmal ausschließlich das Product einer Neubildung, sondern vielmehr ein integrirendes Aggregat des früheren Geschöpfes mit entwickelten Gewebstheilen und Organen, das aus dem Zusammenhange des übrigen Körpers sich ablöst und durch die Metamorphose des amorphen Bildungsstoffes, den es einschließt, zu einem individuellen Ganzen sich vervollständigt.

Das erste Zeichen der beginnenden Theilung ist eine furchenförmige Grube, welche die beiden Theilungsstücke von einander absetzt und rund um das Mutterthier herumläuft [2]). Anfangs nur ein seichter Eindruck, greift sie später, während der Ausbildung und Regeneration der beiden Stücke, immer

---

[1]) Herr C. Vogt (Bilder aus dem Thierleben S. 113) glaubt freilich, »es dürfte einer nicht allzufernen Zeit vorbehalten sein, vielleicht nachzuweisen, daß die Vermehrung durch Theilung in dem Thierreiche gar nicht existire und einzig dem Pflanzenreiche angehöre, und daß die Erscheinungen, welche man auf Theilung deutete, nicht dieser, sondern vielmehr dem Processe der Verschmelzung angehöre«. Es scheint nicht, daß Herr Vogt jemals Gelegenheit gehabt hat, die Theilung eines Infusoriums in ihrem allmäligen Fortschreiten bis zur vollständigen Trennung der beiden Individuen zu verfolgen.

[2]) Für die Infusorien behauptet man gewöhnlich, daß die Theilung des sogenannten Kernes im Inneren dieser äußeren Spaltung vorausginge, daß die letztere dadurch zuvor bedingt werde. Ich glaube, man ist hier in der beliebten Analogie des Infusorienbaues mit einer einfachen Zelle doch etwas gar zu weit gegangen. Jedenfalls gelingt es bei manchen Formen (Epistylis, Lagenophrys u. a.) nicht selten, noch in den vorgerückten Stadien der Zweitheilung einen völlig einfachen Kern aufzufinden, der für beide Individuen gemeinschaftlich ist.

Digitized by Google

tiefer, bis sie schließlich zur vollständigen Abtrennung derselben hinführt. In der Regel steht diese Furche senkrecht auf der Längsachse des Körpers: die Theilung ist in den meisten Fällen eine Quertheilung, obgleich es unter den kurzen und gedrungenen Formen der Infusorien auch Beispiele einer Längstheilung giebt und selbst Arten vorkommen, die sich ebensogut der Länge, wie der Quere nach theilen können. Bei der Quertheilung fährt das vordere Theilstück (mit der Mundöffnung) während des ganzen Actes fort zu fressen und sorgt dadurch für einen beständigen Zufluß von Bildungsmaterial, während die Längstheilung, wie es scheint, gewöhnlich (Vorticella) von einem Zustande der Ruhe begleitet wird, aus dem die Producte derselben erst später zu einem neuen Leben erwachsen. Bei einigen Infusorien kommt auch (vgl. Stein, Zeitschr. für wiss. Zool. III. S. 502) eine diagonale Theilung vor, die sich übrigens insofern mehr der Quertheilung annähert, als dabei die vordere Körperhälfte im vollständigen Besitz der die Nahrungsaufnahme vermittelnden Organe bleibt. Auf künstlichem Wege kann man übrigens die Modalitäten dieser Fortpflanzungsweise noch vermehren. Es giebt Thiere, deren Vegetationsbedingungen so einfach sind, daß fast ein jedes Bruchstück zu einem neuen Ganzen sich entwickeln kann. Unser gewöhnlicher Süßwasserpolyp hat in dieser Hinsicht eine förmliche Berühmtheit erlangt. Trembley zerschnitt denselben nach den mannigfaltigsten Richtungen und sah die Theilstücke wieder auswachsen (vgl. Haller's Elem. physiol. Vol. VIII. p. 156 — 160). Je nach der Bildung dieser Theilstücke ist die Metamorphose derselben verschieden, wohl der deutlichste Beweis, daß die specifische Gestaltung des Nachwuchses durch die Beschaffenheit und Disposition der vorhandenen Massen bestimmt wird. Ist der Polyp der Länge nach getheilt, so legen sich die Schnittränder zur Bildung einer Röhre zusammen und sind schon nach Verlauf einer Stunde mit einander verwachsen. Bis auf die fehlenden Arme, die erst in einigen Tagen sich ergänzen, hat das Theilstück dadurch die Form und Bildung des Mutterthieres angenommen. Die Quersegmente behalten ihre primitive Darmhöhle. Das hintere Ende derselben schließt sich, während das vordere sich durch die Entwickelung der Arme in eine Mundöffnung verwandelt. Sind die Theilstücke so klein, daß sie durch Umrollung und Vertheilung der Schnittränder keinen Verdauungsapparat bilden können, so entsteht in ihrem Gewebe eine neue Höhlung.

Wenn wir die Vorgänge der Theilung und der Knospenbildung, wie wir sie oben geschildert haben, mit einander vergleichen, dann scheint es kaum, daß wir berechtigt wären, dieselben als bloße Modificationen einer gemeinschaftlichen Vermehrungsweise aufzufassen. Es ist allerdings unverkennbar, daß beide in gewisser Beziehung unter sich übereinstimmen, daß die Quertheilung der Bildung von Axillarknospen entspricht, während die Längstheilung an die Production von lateralen Knospen sich anschließt: allein daneben giebt es doch auch mancherlei bemerkenswerthe Unterschiede. Namentlich gilt dieses für die histologische Beschaffenheit des Bildungsmateriales, die eine scharfe Grenze zwischen Knospe und Theilstück zu ziehen scheint. Aber trotzdem können wir diesen Unterschied nicht für durchgreifend ansehen. Es giebt Thiere, die anatomisch und histologisch so einfach gebauet sind, daß Knospe und Theilstück dieselbe gleichmäßige Structur besitzen, so daß man ungewiß bleibt, ob man in solchen Fällen die Fortpflanzung als eine Knospung oder Theilung betrachten soll. Dazu kommt noch, daß die Producte der Theilung nicht selten eine ungleiche Größe besitzen, daß sogar hier und da in eine an-

Digitized by Google

genscheinliche Knospe (z. B. bei den Bandwürmern) gewisse histologische bereits entwickelte Elemente des Mutterthieres mit eingehen.

Der Unterschied zwischen Knospenbildung und Theilung ist also nur von relativem Werthe. In den meisten Fällen wird man allerdings eine Knospe und ein Theilstück deutlich als verschiedene Massenaggregate erkennen, aber andere Fälle giebt es, in denen wir uns vergeblich nach unterscheidenden Merkmalen umsehen.

Die auffallendsten und interessantesten dieser Zwischenformen finden wir in der Gruppe der Ringelwürmer, deren ungeschlechtliche Vermehrung wir hier, zugleich als ein Beispiel dieser Fortpflanzungsarten, mit wenigen Worten specieller hervorheben wollen. In manchen Fällen erscheint die Prolification dieser Thiere, nach ihren wesentlichen Zügen, als eine Theilung. So ist es z. B. bei Syllis prolifera Quat., einem kleinen oceanischen Kiemenwurme, der neuerdings von Krohn (Arch. für Naturgesch. 1852. I. S. 71) sorgfältig beobachtet ist. Bei der ersten Theilung dieses Thieres geht das ganze hintere Leibesstück (ein Achtel, Sechstel oder wohl Fünftel des Mutterkörpers) mit seinen sämmtlichen Cirren und Borstenfüßen, sowie mit seinem Darmcanale und übrigen Eingeweiden unverändert in ein neues Wesen über, indem es von dem Mutterkörper sich absetzt und mit einem eigenen Kopfgliede sich versieht. Noch vor der völligen Entwickelung dieses Sprößlings beginnt bei dem Mutterthiere die Regeneration des Hinterleibes, aber nicht zum bleibenden Ersatze, sondern vielmehr zur Bildung eines neuen Nachkömmlings, der nach der Lostrennung des ersten sich auf dieselbe Weise absetzt und außer dem neugebildeten Hinterleibe auch noch einige (2—4) ältere Segmente des Mutterthieres mitnimmt. Wahrscheinlicher Weise wird sich dieser Vorgang noch mehrmals wiederholen, bevor die Neubildung des Hinterleibes eine wirkliche Ergänzung des Mutterthieres herbeiführt.

Eigenthümlicher erscheint die Prolification von Nais proboscidea, mit der uns Schultze (Archiv für Naturgesch. 1849. I. S. 293) bekannt gemacht hat [1]). Wenn man ein junges, aber ausgewachsenes Individuum dieser Thierart längere Zeit hindurch beobachtet, so wird man etwa in der Mitte des Körpers bald eine Stelle bemerken, an der zwei Leibesringel aus einander weichen und eine dichte Masse von zelliger Beschaffenheit zwischen sich nehmen. Mitten über diese Masse verläuft ein ringförmiger Einschnitt, der allmälig immer schärfer hervortritt und die neugebildete Substanz in eine vordere und hintere Hälfte trennt. Die letztere wird zum Kopfende eines neuen Individuums; sie verwandelt sich in ein Kopfglied und einige (4—6) Vorderleibsringel, die sich an die umgeänderte hintere Körperhälfte des Mutterthieres anschließen und diese zu einem selbstständigen Wesen integriren. Der vordere Theil des neugebildeten Blastemes entwickelt sich in ähnlicher Weise zu einzelnen Segmenten, die an Zahl allmälig sehr beträchtlich zunehmen und eine Zeitlang ohne besondere Grenzen in das Vorderthier übergehen. Bevor aber noch das Hinterthier sich ablöst, entsteht eine neue Einschnürung, durch welche sich diese Segmente mit dem vorhergehenden letzten Ringe des Vorderthieres absetzen, um nach Art des Hinterthieres zu einem besonderen Mittelthiere auszuwachsen. Derselbe Vorgang wiederholt sich noch einige Male, so daß man schließlich statt des einfachen Thieres eine ganze Reihe

[1]) Ich habe nach älteren Untersuchungen früher (ebendas. 1851. I. S. 134) die Richtigkeit dieser Angaben in Zweifel gezogen, mich aber späterhin von meinem Irrthum überzeugt.

Digitized by Google

zusammenhängender Individuen findet (ich zählte deren bis 7), die sich aus dem Hinterleibsende des Mutterthieres allmälig hervorgebildet haben. Das hinterste dieser Thiere ist offenbar durch eine Theilung entstanden, die mittleren Sprößlinge dagegen ihrer Hauptmasse nach durch eine Neubildung, die Jedermann gewiß als eine Knospung bezeichnen würde, wenn neben dieser neu gebildeten Masse nicht auch zugleich ein unverändertes Glied des Vorderthieres in dieselbe einginge. Ob wir die Production dieser Zwischenthiere deshalb nun aber als eine einfache Theilung betrachten dürfen, wollen wir dahin gestellt sein lassen. Jedenfalls ist es gewiß, daß dieselben Zwischenthiere bei Autolytus prolifer (so nach meinen Beobachtungen in den Beiträgen von Frey und Leuckart S. 91, die Krohn a. a. O. S. 74 neuerlich bestätigt hat) aus einer Masse hervorgehen, an der das Mutterthier keinen größeren Antheil nimmt, als an einer jeden anderen genuinen Knospe. Wie die Neubildung bei Nais proboscidea, so schiebt sich die erste dieser Knospen ungefähr in der Mitte des Leibes zwischen zwei Segmente ein, während die zweite, dritte, vierte u. s. w. — man findet Ketten von neun Individuen — an dem Hinterleibsende des auf diese Weise entstandenen Vorderthieres successive hervorkeimen. Das letzte Glied einer solchen Colonie, das die hintere Hälfte des Mutterthieres enthält und durch die erste Knospe abgetrennt wird, entsteht natürlich auch hier durch eine einfache Theilung.

Die Zeit, in der die Producte der Theilung oder Knospenbildung aus dem Verbande mit ihren Mutterthieren sich loslösen, zeigt in den einzelnen Fällen mancherlei Verschiedenheiten, die man nach dem Entwickelungsgrade der abgetrennten Sprößlinge beurtheilen kann. Es giebt Thiere, die noch an ihrer Bildungsstätte zur Geschlechtsreife kommen, und andere, die schon eine geraume Zeit vorher von derselben sich ablösen. Vergleichen wir diese Ablösung mit der Geburt eines Embryo, so tritt sie übrigens sehr allgemein weit später ein, als die letztere. Es giebt nur einige wenige Fälle, in denen die Sprößlinge zur Zeit der Ablösung an Organisation und Bildung hinter ihrem Mutterthiere so beträchtlich zurückstehen, daß sie einen förmlichen Larvenzustand durchlaufen. Einen solchen Fall beobachtete u. a. Busch (Beobacht. über Anat. und Entwickelung einiger wirbellosen Seethiere S. 25) bei den Larven einer Scheibenqualle (Chrysaora), deren Sprößlinge die ersten infusoriellen Zustände dieser Geschöpfe wiederholen, obgleich die Mutterthiere bereits eine weitere Umformung erlitten haben.

Weit häufiger ist es, daß sich die Sprößlinge überhaupt gar nicht von ihrem Mutterthiere loslösen, sondern zeitlebens damit zu einem gemeinschaftlichen Körper verbunden bleiben. Durch fortgesetzte Knospenbildung (oder Theilung) entsteht in diesem Falle aus einem einfachen Thiere dann allmälig ein zusammengesetztes Geschöpf (animal compositum), ein sogenannter Thierstock, der mit seinen einzelnen Gliedern gewissermaßen — wie zuerst Ehrenberg in überzeugender Weise nachgewiesen hat — einen lebendigen Stammbaum darstellt [1]). Auf die Architektonik dieser Thierstöcke können wir hier natürlich nicht näher eingehen. Sie wiederholen in ihren mannigfachen Formen

---

[1]) Die sogenannten Salparketten gehören nicht zu den Thierstöcken. Sie bilden kein zusammengesetztes Geschöpf, sondern einen Haufen aggregirter Einzelwesen, die nur lose unter sich verbunden sind. In genetischer Hinsicht sind sie von einander unabhängig: sie stellen keinen Stammbaum, keine Descendenten verschiedenen Grades dar, sondern bloße Geschwister, die neben einander in demselben Mutterthier hervorknospeten.

Digitized by Google

die regelmäßigen Gestalten der vegetabilischen Schöpfung, die ja gleichfalls bekanntlich das Product einer fortgesetzten ungeschlechtlichen Vermehrung (Knospung) darstellen. Die Aehnlichkeit der Thierstöcke mit den »Gewächsen« ist um so auffallender, als die meisten derselben — und namentlich gilt dieses (aus leicht zu begreifenden mechanischen Gründen) von den baumartig verästelten Formen — nach Art der Pflanzen ohne Ortsbewegung befestigt sind.

Thierstöcke finden wir, mehr oder minder häufig, fast in allen den Gruppen, die wir oben wegen der Fähigkeit der Prolification erwähnt haben, namentlich aber unter den Polypen und Bryozoen, deren einzelne Formen beinahe ohne Ausnahme coloniebildend sind. Die bei Weitem größere Mehrzahl dieser Thierstöcke entsteht durch eine Knospenbildung: indessen giebt es auch manche (Epistylis unter den Infusorien, Caryophyllia unter den Polypen u. s. w.), die durch eine fortgesetzte Theilung ihren Ursprung nehmen.

Obgleich wir nun übrigens die einzelnen Glieder eines Thierstockes morphologisch als völlig selbstständige Einzelwesen ansehen müssen, so sind sie doch physiologisch nicht in gleichem Maße von einander unabhängig. Durch eine nähere Untersuchung wird man sich bald davon überzeugen, daß ihre inneren nutritiven Organe in einem mehr oder minder offenen Zusammenhange stehen, daß die einzelnen Individuen des Thierstockes, wie die einzelnen zusammenhängenden Theile eines Organismus, eine gemeinschaftliche Ernährung besitzen. Was der Einzelne erwirbt, wird Eigenthum der Gesellschaft und kommt einem jeden Mitgliede zu Gute. In physiologischer Hinsicht können wir den Thierstock also immerhin den übrigen einfachen Thieren an die Seite setzen. Gleich diesem ist er ein zusammenhängender Körper, dessen einzelne Glieder durch die Gemeinschaft des Nutritionsprocesses auf einander angewiesen sind. Was ihn vor denselben auszeichnet, ist — abgesehen von der morphologischen Bedeutung seiner einzelnen Glieder — die Vielzahl der Mundöffnungen und Greifapparate, eine Einrichtung, durch welche natürlich die nutritiven Beziehungen zur Außenwelt, durch welche in demselben Verhältnisse auch die Größe der Nahrungszufuhr beträchtlich gesteigert werden muß. Wir dürfen mit Bestimmtheit behaupten, daß ein Thierstock sehr viel mehr Nahrung gewinnt und verarbeitet, als (unter fast gleichen Verhältnissen) ein einfaches Geschöpf von der Masse des Thierstockes. Die Vortheile, die für den thierischen Haushalt hieraus erwachsen, sind gewiß von großer Bedeutung. Wir erkennen das schon an der Verbreitung jener mancherlei Einrichtungen, die bei den einzelnen Thierformen auf den Erwerb und den Umtrieb der organischen Substanz hinzielen. Jedenfalls sind dieselben Motiv genug für eine Bildung, die uns sonst in der Thierwelt im höchsten Grade überraschen mußte.

2. Verbreitung und Vorkommen der ungeschechtlichen Fortpflanzung.

Wir sind schon bei einer anderen Gelegenheit zu der Ueberzeugung gekommen, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung sehr viel geringere materielle Ansprüche macht, als die geschlechtliche. Aus einer gleichen Menge von Bildungssubstanz lassen sich durch Knospung u. s. w. mehr Nachkommen produciren, als auf geschlechtlichem Wege durch Eier und Samenkörperchen: mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbindet sich der Vortheil einer größeren Nachkommenschaft. Was wir früher für die

Digitized by Google

Larvenzeugung oder die Entwickelung mit (freier) Metamorphose kennen gelernt haben, gilt demnach auch für die ungeschlechtliche Vermehrung. Beiderlei Vorgänge erscheinen nach ihrer teleologischen Bedeutung als ein Mittel, die Fruchtbarkeit der Thiere zu erhöhen und mit den Bedürfnissen des Naturhaushaltes in Einklang zu bringen.

Unter solchen Umständen dürfen wir denn schon von vornherein vermuthen, daß die ungeschlechtliche Vermehrung, wie die Metamorphose, vorzugsweise bei den kleineren und einfacheren, weniger dauerhaften Thierformen vorkomme. Die Beobachtung bestätigt diese Vermuthung. Während uns die Wirbelthiere kein einziges Beispiel einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung vorführen, während sie bei den Mollusken und Arthropoden nur erst sehr selten und einzeln sich beobachten läßt, wird sie allmälig um so häufiger und allgemeiner, je tiefer wir in der Scala der thierischen Größe und Organisation hinabsteigen. Bei den Infusorien, die durch Kleinheit und Einfachheit bekanntlich alle anderen Thierformen übertreffen, ist die ungeschlechtliche Vermehrung sogar die einzige Fortpflanzungsweise.

Es versteht sich von selbst, daß die Thiere, die uns das Phänomen einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung zeigen, auch die physischen Bedingungen für das Zustandekommen derselben in sich einschließen. Worin diese bestehen, ist uns freilich noch in hohem Grade unbekannt. Wir können nur vermuthen, daß sie an gewisse Organisationsverhältnisse des thierischen Körpers anknüpfen. Am augenscheinlichsten ist dieses bei der Fortpflanzung durch Theilung, die nur in solchen Thierformen vorkommt, welche einen sehr gleichmäßigen Bau besitzen [1]), deren Körper also gewissermaßen nur ein Multiplum von einzelnen homologen Theilen darstellt. Ein jeder aliquoter Theil wird hier schon an sich die anatomischen Bedingungen eines selbstständigen Lebens enthalten. Es kommt nur darauf an, daß er zum Mittelpunkte einer eigenen Gestaltung wird und dadurch sich zu einem selbstständigen Ganzen abschließt. Und das mag vielleicht ohne Weiteres geschehen, sobald durch das fortdauernde Wachsthum des Körpers die ursprünglichen Zusammenhangsverhältnisse der Masse gestört werden. Wir dürfen nicht außer Acht lassen, daß eine jede Organisation zunächst nur für eine bestimmte Körpergröße paßt (vgl. Leuckart im Arch. für Natnrgesch. 1851. Th. I. S. 150) und keineswegs auf eine beliebig wachsende Masse übertragen werden kann. Wird die Größengrenze überschritten, so muß sich das gegenseitige Verhältniß der Massentheilchen in einer Weise ändern, daß dadurch leicht eine Trennung in mehrere einzelne Systeme herbeigeführt werden kann.

Für die Knospenbildung gilt im Wesentlichen dasselbe, wie wir schon daraus entnehmen können, daß es unmöglich ist, eine bestimmte Grenze zwischen Knospen und Theilstücken zu ziehen. Beide sind einfache Wachsthumsproducte, die der gewöhnlichen Bildungsthätigkeit des plastischen Lebens ihren Ursprung verdanken. Der Unterschied, der zwischen ihnen obwaltet, resultirt vielleicht nur aus der Verschiedenheit in der Organisation des Mutterthieres. Wo die einzelnen Theile des Körpers zu unähnlich sind, um durch bloße Regeneration zu einem neuen Individuum zu werden, oder

---

[1]) Auch an dem ersten Keim der höheren Thiere findet sich abnormer Weise hier und da vielleicht eine Theilung und Knospenbildung. Es giebt wenigstens mancherlei Formen von Doppelmißgeburten, die kaum auf eine andere Weise entstanden sein können. Vgl. R. Leuckart, de monstris corumque de caussis et ortu. Dissertat. reg. praem. ornat. Gotting. 1845. p. 73.

Digitized by Google

wo das Wachsthum nach einer Richtung stattfindet, nach der sich der sonst vielleicht ganz gleichmäßig gebaute Körper nicht in homologe Theile zerfällen läßt, da wird das überschüssige Bildungsmaterial schon von selbst mit der Form einer Knospe auch die Schicksale derselben annehmen müssen.

Wenn wir auf solche Weise nun zu der Ueberzeugung gelangen, daß eine zusammengesetzte Structur an sich kein absolutes Hinderniß für die Fortpflanzung durch Knospen ist, so sollte es fast den Anschein haben, als ob dieselbe mit der Theilung zusammen für die Zwecke der ungeschlechtlichen Vermehrung schon vollständig ausreiche. Aber trotz dem finden wir noch eine dritte Fortpflanzungsweise, durch Keimkörner. Wo diese neben der Knospenbildung oder Theilung auftritt, wie bei den Infusorien, da verbinden sich mit ihr vielleicht noch gewisse besondere Aufgaben für die Lebensgeschichte der betreffenden Geschöpfe. Im anderen Falle ist die Fortpflanzung durch Knospen vielleicht mit den sonstigen Zuständen und Verhältnissen unvereinbar. Wir brauchen u. a. nur auf die mechanischen Bedingungen der Ortsbewegungen hinzuweisen, um augenblicklich für gewisse Lebensformen die Unmöglichkeit einer Knospenbildung zu erkennen. Sollen sich z. B. Landthiere, wie die Blattläuse, auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, so wird dieses nur durch eine innere Knospung, durch die Bildung von Keimkörnern, sich verwirklichen lassen.

So häufig nun übrigens die ungeschlechtliche Vermehrung unter den niederen Thieren vorkommt, so selten sind doch die Fälle, in denen dieselbe zur Zeit der Geschlechtsreife bei Individuen mit entwickelten Eiern und Samenkörperchen auftritt. Man hört sogar hier und da die Behauptung, daß die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung niemals gleichzeitig bei demselben Thiere stattfinde. Indessen giebt es doch einzelne Beobachtungen, durch welche die Möglichkeit einer solchen Coexistenz hinlänglich bewiesen ist. Ich erinnere hier namentlich an die Beobachtung von Schultze (Arch. für Naturgesch. 1849. I. S. 287), nach der sich die geschlechtlich entwickelten Individuen von Microstomum lineare, einem kleinen Strudelwurme, ganz constant durch Quertheilung vermehren, und zwar der Art, daß das hintere Theilstück die Geschlechtsorgane des Mutterthieres in sich aufnimmt, aber doch nicht eher von demselben sich abtrennt, bis eine Regeneration dieser Gebilde stattgefunden hat. Auch bei Clavelina (Leuckart), Nais proboscidea (Schultze) und den kleinen proliferirenden Scheibenquallen (Busch) sieht man die Phänomene der ungeschlechtlichen Vermehrung nicht selten an Individuen mit mehr oder weniger entwickelten Geschlechtstheilen. Für die Polypen und Bryozoen gilt wahrscheinlich dasselbe, obgleich darüber bis jetzt noch keine bestimmten Angaben vorliegen. Aber alle diese Fälle gehören, wie gesagt, nur zu den Ausnahmen. Es gilt als Regel, daß die geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung sich über verschiedene Lebenszeiten vertheilen; ein Umstand, der sich physiologisch leicht erklären läßt, sobald man die materiellen Ausgaben in das Auge faßt, die mit der Fortpflanzung nothwendiger Weise verbunden sind. Nur wenige Thiere mögen unter so günstigen Verhältnissen existiren, daß sie neben den Ausgaben für die geschlechtliche Fortpflanzung auch noch die für eine Knospenbildung oder Theilung zu bestreiten im Stande sind. Die ungeschlechtliche Vermehrung macht nun aber beständig, wie wir wissen, geringere Ansprüche, als die geschlechtliche: sie wird bereits zu einer Zeit stattfinden können, in der die Mittel für die geschlechtliche Fortpflanzung noch fehlen, sie wird der letzteren vorausgehen. In der That sind

Digitized by Google

die meisten Individuen, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, noch ohne Generationsapparate, nicht selten auch noch mit Larvenorganen und anderen Attributen einer unvollständigen Ausbildung versehen. Wir kennen selbst Fälle, in denen die durch Knospenbildung u. s. w. producirten Sprößlinge eines Thieres schon vor ihrer Abtrennung von Neuem Knospen treiben (Hydra, Cytaeis u. a. kleine Scheibenquallen). Das auffallendste Beispiel dieser Art beobachtet man bei Gyrodactylus elegans (vgl. von Siebold in der Zeitschr. für wissensch. Zool. I. S. 388), der sich durch Keimzellen fortpflanzt und mit seiner Tochter nicht selten schon eine Enkelin im Inneren einschließt.

3. Generationswechsel.

Wir haben eben von solchen Thierformen gesprochen, bei denen die Erscheinungen der ungeschlechtlichen wie der geschlechtlichen Fortpflanzung gleichzeitig oder nach einander an demselben Individuum zum Ablauf kommen[1]). Daneben giebt es aber auch zahlreiche andere Thierformen, bei denen diese beiden Fortpflanzungsarten an verschiedene Individuen übertragen sind. In solchen Fällen unterscheidet man besondere geschlechtslose Individuen, die alles Bildungsmaterial, welches sie erübrigen, auf die Production von Theilstücken, Knospen oder Keimkörnern verwenden, sogenannte Ammen (Altrices), und andere, die sich ausschließlich auf geschlechtlichem Wege, durch befruchtete Eier, vermehren. Es ist eine Arbeitstheilung, der wir hier auf dem Gebiete des Fortpflanzungslebens begegnen, mit allen den Vortheilen und Ersparnissen, auf die wir in einem ähnlichen Falle schon bei einer früheren Gelegenheit hingewiesen haben. Die Arten mit Ammen und Geschlechtsthieren verhalten sich zu den übrigen Arten, bei denen dieselben Individuen auf beiderlei Weise sich fortpflanzen, wie die Thiere mit getrennten Geschlechtern zu den Zwittern. Man kann diese Analogie noch weiter durchführen und namentlich die Thiere, bei denen die ungeschlechtliche und geschlechtliche Vermehrung in verschiedene Lebensperioden fallen, mit denjenigen Zwitterformen vergleichen, in denen (Salpen) die weiblichen und männlichen Organe mit ihren Producten nach einander zur Entwickelung kommen. Jedenfalls wird die spätere Arbeitstheilung durch eine solche Einrichtung schon in unverkennbarer Weise vorbereitet.

Die Vertheilung der beiden Fortpflanzungsarten geschieht nun aber nicht etwa regellos, so daß beliebig dieses oder jenes Individuum die Aufgaben der ungeschlechtlichen oder der geschlechtlichen Vermehrung übernehme, sondern nach einem ganz bestimmten und unveränderlichen Gesetze. Wie in der Lebensgeschichte der Individuen die ungeschlechtliche Vermehrung der geschlechtlichen vorausgeht, so sind es auch die Ammen, die in der Lebensgeschichte solcher Thierformen zuerst auftreten und die Entwickelung der späteren Geschlechtsthiere gewissermaßen vorbereiten. Aus den Eiern dieser Thierformen kommt eine Brut, die dem Mutterthiere in mancher Beziehung unähnlich ist und bleibt, aber auf ungeschlechtlichem

[1]) Es ist ein Irrthum, wenn Steenstrup (Unters. über den Hermaphrodit. S. 104) behauptet, daß ein solches Verhältniß niemals vorkomme — daß also eine jede ungeschlechtliche Vermehrung in den Bereich des sogenannten Generationswechsels gehöre.

Digitized by Google

Wege eine Generation hervorbringt, die zur Form und ganzen Bedeutung der Mutterthiere zurückkehrt.

Die Erscheinung, die in dieser Weise uns entgegentritt, hat der geniale dänische Naturforscher Steenstrup, der zuerst (Ueber den Generationswechsel. Kopenhagen 1842) die Gesetzlichkeit derselben erkannte, mit dem Namen des Generationswechsels (metagenesis Ow.) bezeichnet. Wir wollen diesen Namen beibehalten, da er die Form des betreffenden Vorganges in der That sehr passend ausdrückt. Wenn man aber, wie es gewöhnlich geschieht, mit diesem Namen auch noch die Ansicht verbindet, daß der Wechsel verschiedenartiger Generationen den wesentlichen Inhalt dieser Erscheinung ausmache, daß also die ungeschlechtliche Vermehrung dabei nur eine untergeordnete vermittelnde Rolle spiele, so müssen wir dem auf das Entschiedenste entgegentreten. Nachdem wir einmal die physiologische Bedingung des Generationswechsels in einer Arbeitstheilung auf dem Gebiete des Fortpflanzungslebens erkannt haben, kann für uns kein weiterer Zweifel darüber obwalten, daß die Eigenthümlichkeiten desselben nur aus den äußeren Verhältnissen resultiren, unter denen die ungeschlechtliche Fortpflanzung dabei auftritt, daß der Generationswechsel, mit anderen Worten, nur eine besondere Form der gewöhnlichen ungeschlechtlichen Vermehrung ist.

Unter solchen Umständen wird es uns denn auch verständlich, wenn wir sehen, daß die gewöhnliche ungeschlechtliche Vermehrung und der Generationswechsel bei verwandten Thieren einander förmlich vertreten können. Wir haben oben die ungeschlechtliche Vermehrung bei Nais proboscidea, sowie bei Syllis prolifera kennen gelernt, würden aber bei der Aehnlichkeit, die hierin zwischen beiden Thieren stattfindet, wohl schwerlich vonvorn herein vermuthen, daß das eine dieser Thiere (Syllis prolifera) sich durch den Besitz eines Generationswechsels von dem anderen unterscheidet. Bei Nais proboscidea bekommt das Mutterthier, nachdem es eine Anzahl von Nachkömmlingen producirt hat, selbst endlich Geschlechtsorgane, ganz wie die Nachkömmlinge, die ihrerseits ebenfalls vor ihrer Geschlechtsreife einen Cyclus von Theilungen durchmachen (Schultze). Bei Syllis prolifera sind diese Nachkömmlinge dagegen ausschließlich zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt; sie repräsentiren den geschlechtsreifen Zustand des betreffenden Geschöpfes, während das Mutterthier die Bedeutung einer Amme hat (Krohn). In einigen sehr seltenen Fällen entwickeln aber auch diese Mutterthiere Zeugungsstoffe — ein neuer Beweis, daß die Erscheinungen des Generationswechsels nicht isolirt und unvermittelt in dem Fortpflanzungsleben der Thiere dastehen.

Wir haben oben bemerkt, daß die auf ungeschlechtlichem Wege producirten Nachkömmlinge der Ammen die Form und Geschlechtsentwickelung der Mutterthiere wiederholen. Indessen gilt dieses doch nicht constant für alle Nachkömmlinge, da man beobachtet hat, daß dieselben in manchen Fällen selbst wiederum zu Ammen werden, so daß die Geschlechtsthiere dann erst nach einer Reihe von Ammengenerationen zum Vorschein kommen. Ob die Zahl dieser Zwischengenerationen, wie man wohl angenommen hat, bei den einzelnen Thierformen ganz genau bestimmt sei, wird sich mit Sicherheit nur schwer ermitteln lassen. Was wir bis jetzt darüber wissen, läßt übrigens eher das Gegentheil vermuthen, so daß es fast den Anschein hat, als ob mancherlei äußere Verhältnisse der verschiedensten Art (namentlich vielleicht die Wege und Beschaffenheit des Bildungsmateriales) auf die Schick-

Digitized by Google

sale der Nachkömmlinge bestimmend influiren. Eine Bestätigung für diese Vermuthung finden wir besonders in dem Umstande, daß in einzelnen seltenen Fällen (wie es z. B. V. Carus zur näheren Kenntniß des Generationswechsels S. 12 bei den Trematodenammen beobachtete) neue Ammen und Geschlechtsthiere gleichzeitig neben einander producirt werden. Die polypenförmigen Ammen der Scheibenquallen, die uns ebenfalls das Phänomen einer solchen verschiedenartigen Prolification zeigen, scheinen nur in den ersten Zeiten ihres Lebens neue Ammen, späterhin dagegen ausgebildete Geschlechtsthiere hervorzubringen.

Sehen wir auf den Entwickelungsgrad und die Organisationsverhältnisse der Ammen, so haben wir zweierlei Formen derselben zu unterscheiden, solche,

die im Wesentlichen den Bau und damit denn auch die Lebensweise der Geschlechtsthiere theilen, die also als ausgebildete Individuen zu betrachten sind, und solche,

die sich durch den Besitz von provisorischen Organen und Zuständen als Larven zu erkennen geben.

Der Unterschied, den wir hier hervorgehoben haben, ist bis jetzt fast vollkommen unbeobachtet geblieben, aber wir werden uns sogleich davon überzeugen, wie wichtig er für das Verständniß der mancherlei Eigenthümlichkeiten ist, die bei dem Generationswechsel der einzelnen Thierformen uns entgegentreten. Das Bild des Generationswechsels gewinnt ein ganz verschiedenes Aussehen, je nachdem die Ammen entwickelte Individuen oder Larven sind.

In dem ersteren Falle zeigt der Generationswechsel im Wesentlichen noch ganz die Züge der gewöhnlichen ungeschlechtlichen Vermehrung, so daß man die Ammen leicht für proliferirende Individuen halten könnte, die späterhin zur Geschlechtsreife gelangten. Bei näherer Untersuchung wird man allerdings wohl beständig gewisse äußere Unterschiede zwischen den Ammen und den Geschlechtsthieren auffinden — in manchen Fällen sogar ziemlich bedeutende —, aber im Allgemeinen sind diese Unterschiede doch nicht größer, als sie etwa zwischen den weiblichen und männlichen Individuen derselben Thierart vorkommen. Sie reduciren sich fast alle auf eine verschiedene Ausbildung der Locomotionsorgane und werden leicht verständlich, sobald man nur die mancherlei Thätigkeiten und Leistungen ins Auge faßt, die bei den männlichen, wie weiblichen Individuen aus den Aufgaben des geschlechtlichen Lebens hervorgehen. Wenn wir trotzdem übrigens das Fortpflanzungsgeschäft der Ammen mit dem Geschlechtsleben vergleichen, so ist es unverkennbar, daß es dem der weiblichen Individuen weit näher steht als dem der Männchen. Und hiermit stimmt es denn auch überein, wenn wir sehen, daß sich die Ammen nach ihrer Gestalt und Ausrüstung im Ganzen zunächst an die weiblichen Individuen ihrer Art anschließen.

Die Form des Generationswechsels, um die es hier sich handelt, ist übrigens die seltenere. Sie findet sich, so viel wir bis jetzt wissen, nur bei den Blattläusen[1]), einigen Kiemenwürmern (Syllis prolifera, Autolytus

[1]) Aus Gründen, die schon oben angeführt sind, kann ich der Ansicht von v. Siebold (Bericht über die entomol. Arbeiten der schlesis. Gesellschaft für 1850) nicht beistimmen, daß die flügellosen mit einer Legröhre versehenen Individuen von Talaeporia lichenella »geschlechtslose Ammen« seien und bloße Glieder eines Generationswechsels darstellten. (Die geschlechtliche Form dieses Thieres vermuthet v. S. in Tal. triquetrella F. v. R.)

Digitized by Google

prolifer), wahrscheinlich auch bei Gyrodactylus und einigen Tunicaten (Doliolum, Salpa). Bei den ersteren — auch bei Gyrodactylus — wird sie durch die Production von Keimkörnern[1]), bei den übrigen durch Theilung oder Knospenbildung vermittelt.

Die Ammen der Blattläuse sind meistens flügellos, wie in vielen Fällen auch die weiblichen Blattläuse, während die männlichen Individuen ganz allgemein mit Flugapparaten versehen sind. Bei Syllis prolifera und Autolytus prolifer tragen die Ammen (nach Krohn) an den einzelnen Segmenten ihres Körpers bloße Sichelborsten, die Geschlechtsthiere aber außerdem noch ein Büschel einfacher Haare, das ein kräftiges Hülfsruder für ihre raschen Schwimmbewegungen abgiebt. Dazu kommt eine sehr viel ansehnlichere Entwickelung der Augen, bei den Männchen von Autolytus auch noch eine eigenthümliche Verästelung der Fühler. Die Ammen von Doliolum unterscheiden sich (Krohn, Arch. für Naturgesch. 1852. I. S. 56) von den Geschlechtsthieren nur durch eine geringe Modification der hintersten mit dem stolonenförmigen Keimstocke zusammenhängenden Muskelbinden. Bei den Salpen[2]) erscheinen diese Unterschiede sehr viel auffallender. Die Geschlechtsthiere derselben sind nicht bloß beständig gruppenweise unter einander vereinigt, sondern auch ganz allgemein durch einen complicirteren Bau der Bewegungsmuskeln und eine geringere Körpergröße, häufig selbst durch eine abweichende Gestalt ausgezeichnet. Aber auch diese Verschiedenheiten werden sich in letzter Instanz wohl gleichfalls nur auf gewisse Unterschiede in der Locomotion zurückführen lassen, wie man denn auch wirklich schon jetzt von solitären Ammen mancher Arten weiß, daß sie außerordentlich träge und langsam sich bewegen.

Die zweite Form des Generationswechsels, die namentlich bei den Trematoden und Bandwürmern[3]), sowie bei den Scheibenquallen vorkommt und sich durch den Larvenzustand der Ammen charakterisirt, erscheint weit eigenthümlicher und überraschender. Während sonst die Producte einer ungeschlechtlichen Vermehrung im Wesentlichen den Bau und die Organisationsverhältnisse der Mutterthiere wiederholen, stoßen wir hier auf eine Nachkommenschaft von sehr abweichender Form und Entwickelung. Wir sehen, wie die Keimzellen einer sehr einfach gebauten schlauchförmigen Amme in die Distomumarten auswachsen, die durch die Leibeswand ihres Mutterthieres hindurchbrechen und eine Zeitlang — als sogenannte Cercarien — mit Hülfe eines schwanzartigen Anhanges frei umherschwimmen (Steenstrup, a. a. O. S. 50); wir sehen, wie an einem polypenartigen Thiere allmälig junge Scheibenquallen hervorknospen, die sich späterhin losreißen und ein selbstständiges Leben führen (Sars, Fauna Norvegica. Fasc. I. S. 1). Hier

[1]) Wir wollen bei dieser Gelegenheit hier bemerken, daß die Production von Keimkörnern beständig nur bei einem Generationswechsel in Ammen vorkommt, niemals in solchen Individuen, die späterhin zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt werden.

[2]) Bei den Salpen ist zuerst die Entdeckung des Generationswechsels gemacht und zwar von Chamisso (de animalibus quibusdam e classe vermium. Berol. 1819), der die Ammen als Proles solitaria, die Geschlechtsthiere als Pr. aggregata beschrieben hat.

[3]) Der Bandwurm ist bekanntlich nicht, wie man früher annahm, ein einfaches Thier mit Kopf und Gliedern, sondern (vgl. v. Siebold, Zeitschrift für wissensch. Zool. II. S. 198, R. Leuckart, Arch. für physiol. Heilkunde, Bd. XI. S. 389) eine Colonie mit Geschlechtsthieren (Gliedern) und Amme (Kopf).

Digitized by Google

ist es nicht mehr bloß die Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung, nicht mehr bloß der Besitz gewisser geschlechtlicher Eigenthümlichkeiten, welche die letzten Glieder des Generationswechsels vor den Ammen auszeichnet — in Ammen und Geschlechtsthieren erkennen wir hier zwei verschiedene Lebensformen, die nach bestimmten genetischen Gesetzen aus einander hervorgehen und zweierlei verschiedene Zustände desselben Geschöpfes uns vorführen.

Wir haben oben die Ammen dieser Thiere für Larven ausgegeben — in der Larvennatur derselben liegt der Schlüssel für das Verständniß dieser sonderbaren Erscheinung, wie ich schon an einem anderen Orte darzuthun versucht habe (Zeitschr. für wissensch. Zool. III. S. 182). Meine Ansicht hat manchen Widerspruch erfahren, ist aber dennoch (in diesem Punkte wenigstens) unverändert dieselbe geblieben. Das Einzige, was man gegen die Larvennatur der betreffenden Geschöpfe hervorheben könnte, ist (Steenstrup, a. a. O. S. XII), daß sie sich nicht, nach Art der übrigen Larven, in ein ausgebildetes Thier verwandeln. Aber dieser Unterschied bezieht sich nur auf die Schicksale, nicht auf den genetischen Werth derselben; er bezieht sich auf Verhältnisse, die bei einer morphologischen Bestimmung bekanntlich ganz außer Spiel bleiben müssen. Oder hört der Wolff'sche Körper der Frösche etwa auf, dem Wolff'schen Körper der Säugethiere zu entsprechen, weil er in seiner primitiven Form und Bedeutung verharrt, während aus dem anderen ein eigenthümliches neues Organ (der Nebenhoden) hervorgeht?

Eine Larve nennen wir ein selbstständiges Geschöpf mit provisorischen Organen und Einrichtungen; die schlauchförmigen Mutterthiere der Trematoden oder die polypenartigen Ammen der Scheibenquallen verdienen also mit gleichem Rechte diesen Namen, wie die wurmförmigen Larven der Schmetterlinge und Fliegen. Daß die ersteren mit der Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung begabt sind, daß sie sogleich die Rolle von Ammen übernommen haben, kann in diesem Verhältnisse nicht das Geringste ändern. Wir kennen Fälle von Generationswechsel in Thiergruppen, deren übrige Glieder sich durch eine einfache Metamorphose entwickeln; in solchen Fällen zeigen die Ammen und Larven bisweilen eine vollständige formelle Uebereinstimmung. So ist es z. B. bei den Ascidien unter den Mollusken. Dieselbe Larvenform, die sich hier bei den solitären Arten in einfacher Weise zu einem geschlechtsreifen Thiere entwickelt, legt durch eine Theilung in anderen Arten den Grund für eine ganze Gruppe geschlechtsreifer Individuen (Sars).

Unter solchen Umständen reducirt sich nun die Eigenthümlichkeit dieses Generationswechsels einfach darauf, daß der Sprößling der larvenförmigen Ammen nicht selbst wiederum zu einer Larve wird, sondern sogleich in ein weiteres Stadium der Entwickelung hineintritt[1]). Die junge Scheibenqualle, die an der polypenartigen

[1]) An eine wirkliche »Heterogenie« ist also wohl schwerlich zu denken. Eine solche würden wir nur dann annehmen können, wenn ein völlig ausgebildetes, geschlechtsreifes Thier eine verschiedenartige Brut producirte, die gleichfalls zur Geschlechtsentwickelung käme, wenn also z. B. die geschlechtsreife Synapta digitata wirklich eine ebenfalls geschlechtsreife Schneckenbrut erzeugte. Doch der berühmte Entdecker der Entoconcha mirabilis selbst hat es gegenwärtig (Ueber die Synapta digitata u. s. w) im höchsten Grade glaublich gemacht, daß die »Schneckenschläuche« trotz ihres organischen Zusammenhanges mit dem Bauchgefäße der Synapta digitata bloße Eindringlinge sind und aus der Metamorphose gewisser Gehäuseschne-

Digitized by Google

Larve aufgeammt wird, überspringt das Larvenstadium und wird sogleich zu einem ausgebildeten Geschöpfe.

Wir haben uns früher davon überzeugen können (S. 729), daß der Larvenzustand eines Thieres durch eine unzureichende Ausstattung des Keimes bedingt werde: wenn wir jetzt nun wahrnehmen, daß die Keime der Larven keine neue Larve, sondern eine spätere Bildungsstufe zur Entwickelung bringen, so werden wir wohl annehmen dürfen, daß diesen Keimen ein genügendes Material (ein größeres, als die Eier der betreffenden Thierformen enthalten) zu Gebote stehen. Im anderen Falle würden diese Sprößlinge ja, gleich ihren Mutterthieren, das Bild eines Larvenlebens uns zuführen (wie es nach unseren früheren Bemerkungen hier und da — in den sogenannten Zwischengenerationen der Ammen — auch wirklich vorkommt). Die Möglichkeit einer solchen reichlichen Ernährung ergiebt sich schon aus dem anatomischen Verhältniß der Keime zu dem Mutterthiere, durch das denselben bis zu ihrer späteren Isolation und Abtrennung eine beständige Nahrungszufuhr gesichert wird.

Die Vortheile, die mit dieser Einrichtung verbunden sind, werden wir leicht erkennen, sobald wir nur einmal das Gegentheil uns vorstellen, also annehmen, daß die Sprößlinge den Ammen glichen und erst durch eine spätere Metamorphose ihre Ausbildung erreichten. In diesem Falle würde nicht bloß der Zeitpunkt der vollständigen Entwickelung hinausgerückt werden, sondern auch noch ein weiteres Material für die spätere Umgestaltung nothwendig sein. Und Zeit wie Material wird jedenfalls gespart, wenn der Keim von Anfang an zu einem ausgebildeten Thier wird, wenn seine Elemente sich nicht erst nach Art der früheren Larve, sondern sogleich zu einer weiteren und höheren Entwickelungsform zusammengruppiren.

Nachdem wir nun einmal zu der Ueberzeugung gekommen sind, daß der Formenwechsel, der bei dieser Entwickelungsweise zwischen den Ammen und Geschlechtsthieren obwaltet, ganz genau dieselben Zustände uns vorführt, die wir früher bei den Thieren mit einer Metamorphose als Larven und ausgebildete Individuen kennen gelernt haben, sollte man sich fast versucht fühlen, die ganze Erscheinung, um die es sich hier handelt, unter den Begriff der gewöhnlichen Metamorphose zu subsummiren. Aber es giebt gewisse Unterschiede zwischen diesen beiden Entwickelungsweisen, die wir nicht völlig vernachlässigen dürfen. Die verschiedenen Lebenszustände der Thiere mit einer einfachen Metamorphose laufen nach einander an demselben Individuum ab, während sie hier durch verschiedene Individuen repräsentirt sind. Die Amme hat gewissermaßen den Larvenzustand für alle nachfolgenden Geschlechtsthiere übernommen. Zu der Arbeitstheilung, die mit einem jeden Generationswechsel verbunden ist, ist also hier noch ferner eine Arbeitstheilung auf dem Gebiete des Entwickelungslebens hinzugekommen. **Der Generationswechsel erscheint uns in dieser Form als eine Metamorphose, die über verschiedene nachfolgende Generationen vertheilt ist**[1]).

---

cken hervorgehen. (Unter den Vegetabilien ist es bekanntlich öfters der Fall, daß ein Schmarotzer — z. B. Viscum — mit seinem Wirthe in organischem Zusammenhange steht.)

[1]) Offenbar hat dieselbe Idee (schon vor Steenstrup) Sars und Lovèn vorgeschwebt, als sie in der Entwickelung der Scheibenquallen »sich metamorphosirende Generationen« zu sehen glaubten.

Digitized by Google

Die Analogie dieses Generationswechsels mit der Metamorphose ist namentlich in denjenigen Fällen außerordentlich frappant, in denen die Larve durch eine innere Keimanlage statt mehrerer Sprößlinge nur einen einzigen hervorbringt. Es kann in solchen Fällen mitunter sogar zweifelhaft erscheinen, ob man es mit einer gewöhnlichen Metamorphose oder einem Generationswechsel zu thun habe. Als Beispiel verweise ich hier auf die Entwickelung der Echinodermen, die uns besonders durch die glänzenden Entdeckungen von J. Müller jetzt fast vollständig enthüllt ist. Wie wir schon früher erwähnt haben, besitzen diese Thiere einen Larvenzustand, der sich durch Form und Bildung höchst auffallend auszeichnet. Bei manchen Echinodermen (Crinoideen, Holothurien) geschieht nun die Entwickelung durch eine einfache Metamorphose dieser Larve, indem die provisorischen Organe — zu diesen gehören hier aber nicht bloß die locomotiven Apparate, sondern wahrscheinlicher Weise auch Mund und Schlund der Larve — verschwinden und durch neue ersetzt werden. In anderen Arten (Seeigel, Seesterne) geschieht diese Entwickelung aber auf einem viel complicirteren Wege. Das spätere Thier wird dann anfangs als ein sehr kleines, »gewissermaßen als eine Knospe« im Larvenkörper angelegt; es entsteht im Umkreis des Larvenmagens eine Neubildung, die auf Kosten der Larve wächst und sich allmälig in das strahlenförmige Echinoderm verwandelt, während der Larvenkörper immer mehr zurücktritt und schließlich verloren geht. Nur der Magen der Larve wird in das spätere Thier mit hinübergenommen. In diesem seltsamen Umstande könnte man allerdings vielleicht einen Grund sehen, die ganze Entwickelung als eine einfache Metamorphose zu betrachten, bei der der größte Theil des Larvenkörpers zu Grunde gehe — an einem anderen Orte habe ich mich früher auch in diesem Sinne über die betreffenden Entwickelungsvorgänge geäußert[1]), — allein die erste knospenartige Anlage des Echinoderm scheint doch auf eine wirkliche Neubildung hinzuweisen. Wir kennen ja auch andere Fälle von Knospung (oder Theilung) — ich erinnere an Nais proboscidea —, bei der gewisse Gebilde des Mutterthieres unverändert in den neuen Sprößling übergehen.

Man hat in neuerer Zeit mehrfach versucht, auch in der Gruppe der Infusorien die Existenz eines Generationswechsels nachzuweisen, aber die Beobachtungen (von Stein und Cohn), auf die man sich dabei bezieht, bieten für diese Annahme keine genügenden Anhaltspunkte. Wir können einstweilen aus denselben nichts Anderes entnehmen, als daß zahlreiche Infusorienformen auf dem Wege der inneren Keimbildung eine Larvenbrut produciren. Es ist immerhin möglich, daß diese in manchen Fällen zur Aufammung dient, aber einstweilen noch eine reine Hypothese, die einen sehr zweifelhaften Werth hat, zumal die Beobachtungen von Stein über die Larven der Vorticellinen weit eher eine einfache Metamorphose vermuthen lassen. Für gänzlich verfehlt müssen wir es aber halten, wenn Vogt (Bilder aus dem Thierleben S. 130) die Veränderungen, die mit manchen Vorticellinen vor der Keimbildung vor sich gehen — die sogenannte Acinetenform derselben — als Zeichen eines Generationswechsels anführt.

---

[1]) So sagt auch J. Müller (Arch. 1849. S. 110): »Außer dem hier offenbaren Generationswechsel kommt Etwas vor, welches unter das Princip der Metamorphose gehört und nicht unter das Princip des Generationswechsels.« Ein andermal bemerkt er, daß der Generationswechsel der Echinodermen von dem gewöhnlichen Generationswechsel zur Metamorphose »den Uebergang bilde.«

Auch bei den niederen Algen ist man neuerlich (besonders durch die Entdeckungen von Unger, Thuret, A. Braun, Nägeli, Cohn) auf eine Reihe von wichtigen und interessanten Fortpflanzungserscheinungen aufmerksam geworden, die man häufig im Sinne des Generationswechsels gedeutet hat. Im Inneren des Algenkörpers bilden sich nach Art der Sporen in gewissen Zellen rundliche oder ovale Keime, die nach Ruptur der Mutterzellen austreten und eine Zeit lang durch Hülfe von Flimmerhaaren frei umherschwimmen (vgl. Mohl, Handwörterb. Bd. IV. S. 270). Es kann nicht zweifelhaft sein: diese Schwärmsporen (Zoosporen) lassen sich als parallele Bildungen den thierischen Larven an die Seite stellen [1]). Bei den mehrzelligen Algen verwandeln sich diese Schwärmsporen ohne Weiteres nach dem Verlust ihrer Flimmerhaare in die ausgebildete Pflanze. Bei den meisten einzelligen Algen tritt dagegen vorher eine Vermehrung der Schwärmsporen ein. Sie zerfallen durch eine mehrfach fortgesetzte Theilung in einen kleineren und größeren Haufen neuer Schwärmsporen, wiederholen vielleicht auch diese Fortpflanzung durch mehrere Generationen, gehen schließlich aber gleichfalls durch einfache Metamorphose in den ruhenden Zustand über. Mit dem Generationswechsel hat diese Erscheinung nur Eins gemein, die Bildung von Zwischengenerationen. Aber diese Uebereinstimmung bezieht sich auf einen untergeordneten Zug des Generationswechsels, während wir uns dagegen vergebens nach den wesentlichen Charakteren desselben umsehen. Die ruhende (ausgebildete) Pflanze entsteht nicht durch Neubildung, sondern durch Umwandlung aus den letzten Schwärmsporen: die Metamorphose ist also nicht, wie bei dem wirklichen Generationswechsel, über verschiedene nachfolgende Individuen vertheilt. Die Entwickelung dieser Pflanzen erscheint demnach als eine gewöhnliche Metamorphose mit mehrfachen Larvengenerationen; eine Form, die wir bisher in dem Entwickelungsleben der Thiere noch nicht aufgefunden haben.

Ein vollständiges Gegenstück zu dem Generationswechsel der Thiere finden wir im Pflanzenreiche nur bei den Blattkryptogamen, deren merkwürdige Entwickelungsweise zuerst durch Leszcyc Suminski (zur Entwickelungsgesch. der Farrenkräuter 1848) aufgeklärt worden ist. Was man früher bei diesen Vegetabilien fast ausschließlich kannte, der blatttragende Stengel, erscheint hiernach nicht als die ganze Pflanze, sondern (im Sinne der Zoologen) nur als eine Amme mit der Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung. Aus den Sporen dieses Gewächses entsteht ein unscheinbares thallusartiges Gebilde von einfachem Zellenbau, das man früher als einen Proembryo betrachtete, gegenwärtig aber als die geschlechtlich entwickelte Form der blattkryptogamischen Gewächse erkannt hat. Auf der Oberfläche dieses sogenannten Proembryo bilden sich Archegonien und Antheridien mit Eichen und Samenfäden, wie wir sie früher (S. 854) kennen gelernt haben. Die Eichen werden an ihrer Bildungsstätte befruchtet und verwandeln sich dann durch fortgesetzte Zellenbildung (Theilung), wie bei den übrigen Pflanzen, in einen Embryo, der das Archegonium durchbricht, von seiner Mutterpflanze sich abtrennt und allmälig zu einer neuen Amme mit Stengel und Blättern heranwächst (vgl. Mohl, a. a. O. S. 278).

---

[1]) Bekanntlich hat Ehrenberg die Schwärmsporen der Algen für Thiere gehalten und daraus seine Familien der Monadinen, Volvocinen, Astasiäen u. a. gebildet.

Digitized by Google

4. Polymorphismus.

Schon bei mehrfachen Gelegenheiten haben wir darauf aufmerksam machen müssen, daß das Princip der Arbeitstheilung in der thierischen Schöpfung eine ebenso ausgebreitete, als bedeutungsvolle Anwendung finde. Der Dualismus des Geschlechtes, die Brutpflege der Bienen und Ameisen, der Generationswechsel mit seinen auffallenden Zügen — alle diese Erscheinungen reduciren sich in letzter Instanz auf eine Einrichtung, deren physiologische Motive wir vornehmlich in der damit verbundenen Ersparniß von Zeit und Kraft (Material) zu suchen haben.

Bei den Thierformen mit isolirten Individuen können natürlich nur die Aufgaben des Gattungslebens (geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung) zum Gegenstand einer Arbeitstheilung gemacht werden. Die Sorge für die eigene Erhaltung muß den Einzelthieren überlassen bleiben und kann höchstens durch besondere Vertheilung der Schutzleistungen und Nahrungszufuhr (wie in den Thierstaaten der Bienen u. s. w.) in Etwas erleichtert werden.

In den Thierstöcken ist nun aber durch die Gemeinschaft der Nutrition die Nothwendigkeit dieser Beschränkung hinweggefallen. Nicht nur die Aufgaben für die Erhaltung der Art, auch die Thätigkeiten des individuellen Lebens gestatten hier eine Vertheilung über verschiedene Einzelheiten. Wir haben schon früher die zusammenhängenden Individuen eines Thierstocks mit den Gliedern eines einfachen Organismus verglichen. Die Aehnlichkeit wird noch auffallender, wenn wir jetzt nun sehen, wie diese Individuen nach Art der Organe mit den differentesten Leistungen betraut sind und zu einem gemeinschaftlichen Ziele zusammenwirken.

Wie bei einer jeden Arbeitstheilung, so sind natürlich auch in diesem Falle die einzelnen Individuen durch Bau und Bildung für ihre Leistungen passend eingerichtet. Sie sind je nach der Art der Arbeitstheilung verschieden gestaltet und um so verschiedener, je weiter ihre Aufgaben aus einander weichen. Bei der geschlechtlichen Arbeitstheilung beschränkt sich diese Verschiedenheit (S. 746) nur auf eine verhältnißmäßig kleine Summe von Organen, deren Thätigkeiten in dieser oder jener Weise bei dem Geschlechtsleben in Betracht kommen. Hier aber bei den Thierstöcken, deren Einrichtung eine weit freiere und ausschließlichere Verwendung der Individuen für die einzelnen Lebenszwecke gestattet, hier geht diese Verschiedenheit gewöhnlich noch viel weiter. In manchen Fällen kann man die morphologische Uebereinstimmung der betreffenden Bildungen kaum einmal in den allgemeinsten Verhältnissen ihrer Organisation noch nachweisen.

Nur dadurch wird es erklärlich, daß man diese auffallende Erscheinung bis auf die neueste Zeit (R. Leuckart, über den Polymorphismus der Individuen 1851. S. 11) vollkommen verkannt hat, daß man noch heute manche dieser abweichend gestalteten Einzelwesen für bloße Organe hält[1]). So lange man bei einem jeden Individuum eine bestimmte Summe verschiedener

[1]) Freilich wird man dann auch gezwungen, von »Uebergängen zwischen Organen und Individuen«, von »Organen, deren Individualisation allmälig zunehme« u. s. w. zu sprechen (!). Vgl. C. Vogt, Bilder aus dem Thierleben, S. 151. 163 u. a. a. O.

Digitized by Google

in einander greifender Theile und Leistungen suchte, so lange man nur solche Bildungen für zusammenhängende Glieder derselben specifischen Organisationsreihe ansah, die nicht bloß in den Grundzügen ihres Baues, sondern auch in ihren wesentlichsten Einzelheiten mit einander übereinstimmten, mußte solche Deutung allerdings gerechtfertigt erscheinen — aber gegenwärtig sind wir durch die Ergebnisse der Entwickelungsgeschichte wohl hinreichend davon überzeugt, daß dieser Maßstab keineswegs für alle Fälle ausreicht.

Das Princip der Arbeitstheilung, von der wir hier handeln, ist übrigens keineswegs bei allen zusammengesetzten Thieren in Anwendung gezogen worden. Es giebt zahlreiche Thierstöcke, die aus ganz gleichartigen Individuen bestehen, deren Glieder also an allen Lebensäußerungen in derselben Weise participiren. In anderen Fällen sind nur einzelne wenige Individuen mit gewissen eigenthümlichen Leistungen betraut, während die übrigen mit einem gleichen Bau auch eine übereinstimmende Lebensweise besitzen. Noch andere Fälle aber giebt es, in denen sich die zusammenhängenden Glieder eines Thierstockes auf die bunteste Weise in die einzelnen Aufgaben des Lebens getheilt haben, so daß sie sich gegenseitig ergänzen und nur durch ein inniges Zusammenwirken ein vollständiges Bild des Lebens enthalten. Bewegung und Verdauung, Vertheidigung und Fang, Prolification und geschlechtliche Vermehrung, kurz alle die einzelnen Thätigkeiten, die das Getriebe des thierischen Lebens zusammensetzen und sonst an einem einfachen Individuum sich vollenden, sind hier an eine größere oder kleinere Zahl vereinigter Individuen übertragen.

Was uns bei der Betrachtung solcher Thierstöcke zunächst ins Auge fällt, ist die Verschiedenheit in der Ausbildung und Organisation der Einzelthiere, die den anatomischen Ausdruck dieser Arbeitstheilung darstellt. Ich habe dieses Verhältniß (a. a. O.) mit dem Namen des Polymorphismus bezeichnet, und will mich dessen auch hier bedienen, obgleich er streng genommen nicht bloß für diese eine Form der Arbeitstheilung, sondern auch für jede andere paßt. Namentlich gilt dieses für den Generationswechsel durch Knospenbildung, der auch in manchen Fällen zu der Entwickelung eines förmlichen polymorphen Thierstockes Veranlassung giebt. So ist es z. B. bei den Bandwürmern, deren Amme (der sogenannte Kopf) mit ihren Geschlechtsthieren (den sogenannten Gliedern) beständig eine lange Zeit hindurch vereinigt bleibt. In solchen Fällen beschränkt sich übrigens die physiologische Bedeutung der Amme nicht bloß auf die Production einer geschlechtlich entwickelten Brut. Sie hat außerdem noch andere Aufgaben, bei den Bandwürmern z. B. die der Befestigung und Bewegung, so daß wir also auch in diesem Sinne vollkommen berechtigt sind, solche Fälle für Beispiele unseres Polymorphismus anzusehen.

Wodurch dieser Polymorphismus nun aber eigentlich bedingt werde, ist uns völlig unbekannt. Wir werden freilich, wie in den übrigen analogen Fällen, die wir früher berücksichtigten, hier zunächst an den Einfluß gewisser äußerer Momente zu denken haben, allein einstweilen wird eine solche Vermuthung immer nur als eine vage Hypothese erscheinen. Die mechanischen Bedingungen der einzelnen concreten Gestalten gehören ja überall noch, wie wir wissen, zu den ungelösten Problemen der Naturforschung.

Wir haben uns früher davon überzeugt, daß der Generationswechsel sowohl an ausgebildeten Thieren, als auch an Larven vor sich gehen

Digitized by Google

könne, welche die Rolle einer Amme übernehmen. In gleicher Weise finden wir nun auch den Polymorphismus bald

in ausgebildeten Thierstöcken, bald

in bloßen Larvencolonien.

Die erstere Form, der Polymorphismus ausgebildeter Thierstöcke, ist, wie es scheint, die seltnere und vielleicht niemals in einer so auffallenden Weise ausgeprägt, mit so überraschenden Erscheinungen verbunden, wie wir sie später bei der anderen Form kennen lernen werden. So viel wir bis jetzt wissen, sind es in diesen Fällen immer nur einzelne untergeordnete Leistungen, die nach dem Gesetze der Arbeitstheilung an gewisse Individuen übertragen werden, während die übrigen wesentlichen Aufgaben des Lebens von der größeren Mehrzahl der Individuen ganz in derselben Weise erfüllt werden.

So findet man z. B. in den Polypenstöcken des Genus Heteropora gewisse Individuen, die vor den übrigen die Fähigkeit der Sproßbildung besitzen und durch fortwährende Knospung die Colonie allmälig mit neuen Zweigen und Stämmen bereichern. Die anatomischen Auszeichnungen dieser Individuen beschränken sich freilich nur auf eine beträchtlichere Größenentwickelung, aber daraus können wir natürlich nichts Anderes entnehmen, als daß dieselben außer ihren besonderen Leistungen auch noch die gewöhnlichen Aufgaben des thierischen Lebens zu erfüllen haben. Die Arbeitstheilung ist hier nur eine partielle. Wie es scheint, giebt es übrigens in anderen Polypenstöcken auch besondere ausschließlich achsenbildende Individuen, die nur für die Vergrößerung des Thierstockes Sorge tragen, ohne sich sonst bei irgend welchen anderweitigen Leistungen zu betheiligen. Es ist namentlich der sogenannte Stamm der Seefedern, den ich hier im Auge habe. Um die individuelle Natur dieses Gebildes festzustellen, bedarf es allerdings noch der Bestätigung von Seiten der Entwickelungsgeschichte, aber so viel ist gewiß, daß der sonderbare Bau der betreffenden Geschöpfe durch unsere Voraussetzung noch am ersten verständlich wird. Der Stamm dieser Polypenstöcke besitzt freilich kein einziges anatomisches Merkmal eines selbstständigen Thieres, aber dadurch kann unser Urtheil in keinerlei Weise bestimmt werden. Eine ähnliche Erscheinung finden wir in manchen Bryozoenstöcken, in denen einzelne Individuen, statt, nach Art der übrigen, Mund und Darm und Fangfäden zu besitzen, in sonderbare bewegliche Vogelköpfe, Pincetten und Spieße verwandelt sind, die theils zur Vertheidigung, theils auch zum Ergreifen der Beute dienen mögen [1]).

Die spätere Zeit wird uns gewiß noch mit manchen anderen Zügen des Polymorphismus bei den ausgebildeten Thierstöcken bekannt machen. Einstweilen wüßten wir indessen dem Voranstehenden kaum noch irgend Etwas hinzuzufügen.

Unter den Larvenstöcken sind es namentlich die sogenannten Hydroiden und Siphonophoren (Röhrenquallen), die uns in ausgezeichneter Weise die Erscheinungen des Polymorphismus vorführen (über den Bau dieser Thiere verweise ich auf meine Aufsätze in den Beiträgen von Frey und Leuckart S. 19 — Hydroiden — und in der Zeitschr. für wissenschftl. Zool.

[1]) Schon van Beneden hat (Rech. sur les bryozoaires p. 22 in den Nouv. Mém. de l'acad. de Brux. T. XVI.) die individuelle Natur dieser Gebilde erkannt, betrachtet sie aber irrthümlicher Weise als Entwickelungsformen eines Generationswechsels.

Digitized by Google

1851. III. S. 189 — Siphonophoren)[1]. In früherer Zeit betrachtete man diese Thiere mit ihrem solitär lebenden einheimischen Repräsentanten Hydra als ausgebildete Geschöpfe, bis man sich neuerdings allmälig davon hat überzeugen müssen, daß sie bloße Larvenformen von Scheibenquallen darstellen.

In seiner einfachsten Form erscheint der Polymorphismus dieser Thiere als ein Generationswechsel, wie bei den Bandwürmern. Die Larven, die im Allgemeinen eine polypenförmige Gestalt besitzen, statt eines complicirten Organensystemes (für Verdauung, Kreislauf u. s. w.), aber nur eine einfache Leibeshöhle im Inneren einschließen, produciren laterale Knospen, die sich allmälig zu Scheibenquallen ausbilden. Die Ablösung dieser Thiere geschieht in der Regel schon vor ihrer völligen Geschlechtsreife, mitunter sogar auf einem frühen Stadium der Entwickelung. In anderen Fällen — und diese eben sind es, die uns berechtigen, hier von einem Polymorphismus zu sprechen — verharren diese Geschlechtsthiere aber auch in einem beständigen Zusammenhange mit ihren Mutterthieren. Sie bekommen dann keine eigenen Verdauungs- und Bewegungsorgane, wie die frei lebenden Scheibenquallen, sondern sie bleiben als einfache Bläschen auf der frühesten Stufe ihrer morphologischen Entwickelung. Ihre einzige Veränderung besteht in der Bildung von Sperma oder Eiern, die im Inneren der Leibeshöhle vor sich geht.

Man hat diese Geschlechtsthiere (die sogenannten Genitalkapseln) nicht selten für »äußere Geschlechtsorgane« gehalten und die betreffenden Larven damit zu selbstständigen Geschöpfen stempeln wollen. In der That hat diese Ansicht auf den ersten Blick gar Vieles für sich, besonders in denjenigen Formen, die, wie unsere Hydra, niemals eine ausgebildete Scheibenquallenbrut produciren. Trotzdem müssen wir dieser Ansicht aber auf das Entschiedenste entgegentreten — selbst auf die Gefahr hin, nochmals von Herrn C. Vogt (Bilder aus dem Thierleben S. 163), an »des Kaisers Bart« erinnert zu werden[2]. Unsere Behauptung von der individuellen Natur dieser sogenannten Genitalbläschen stützt sich auf die morphologische Uebereinstimmung derselben mit den aufgeammten Scheibenquallen, und diese wird nicht bloß dadurch bewiesen, daß beide auf dieselbe Weise an demselben Orte entstehen, auch nicht bloß dadurch, daß in vielen Fällen dasselbe Individuum bald die eine, bald die andere Form dieser Bildungen producirt, sondern auf das Ueberzeugendste namentlich dadurch, daß (nach den Beobachtungen von Huxley in Müller's Arch. 1851. S. 380) bei gewissen Siphonophoren aus der Gruppe der sog. Physophoriden in der Entwickelung der Geschlechtsthiere

[1]) Meine Angaben über die Zusammensetzung und polymorphe Natur der Siphonophoren, die bis dahin als einfache Thiere galten, haben durch die späteren Publicationen von C. Vogt (ebendas. S. 522) und Hurley (Edinb. philos. Journ. 1852. p. 172) eine völlige Bestätigung erhalten. Herr C. Vogt hält es übrigens für nöthig, ausdrücklich zu bemerken, »daß er seine Ansicht mir nicht entlehnt habe« und verweist dabei auf sein gegen Ende 1847 erschienenes Buch: Ocean und Mittelmeer. Auf diese Bemerkung kann ich nur erwidern, daß ich die Grundzüge meiner Betrachtungsweise für die Siphonophoren ebenfalls bereits zu dieser Zeit (Gött. Gel. 1847. Nr. 191. 192) — jedenfalls also unabhängig von Herrn C. Vogt entwickelt habe.

[2]) Uebrigens bemerkt Herr C. Vogt selbst (Zeitschr. für wissensch. Zool. III. S. 523), »daß Alles, was an den Siphonophoren knospt und sproßet, Schwimmglocken, Ernährungsthiere, Fangfäden, Geschlechtstrauben, sich genau nach demselben Typus entwickelt, wie die Scheibenquallen an den Hydroiden«

Digitized by Google

zahlreiche Zwischenformen zwischen diesen beiderlei Bildungen vorkommen. Es giebt sogar Siphonophorenstöcke, deren männliche Geschlechtsthiere ganz constant als Scheibenquallen sich ablösen, während die weiblichen in Form von einfachen Genitalbläschen beständig sessil bleiben (und umgekehrt).

Aber nur in wenigen Fällen beschränkt sich der Polymorphismus dieser Larvenstöcke auf die Anwesenheit besonderer Geschlechtsthiere. Auch das Geschäft der Aufammmung wird den Ernährungsthieren häufig abgenommen und an besondere proliferirende Individuen übertragen, die sich dann schon äußerlich durch den Mangel der Mundöffnung und Tentakel (nur bei Hydractinia lassen sich diese noch als kleine pelottenförmige Hervorragungen im Rudiment erkennen), mitunter auch durch eine ansehnlichere Größe und eine besondere Stellung (bei den Sertularinen in den Winkeln der Zweige) vor den übrigen Gliedern des Thierstockes auszeichnen.

Wo nun in solcher Weise die geschlechtliche Vermehrung und die Aufammmung zu dem ausschließlichen Geschäfte besonderer Individuen geworden ist, da bleibt den übrigen Gliedern des Thierstockes zunächst noch die Aufgabe der Verdauung, des Fanges und der Vertheidigung. Bei den Hydroiden sind es beständig dieselben Individuen, die diese Leistungen übernehmen und dazu mit einem Munde und tentakelförmigen Fangarmen versehen sind. Aber nicht so bei den (meisten) Siphonophoren, bei denen sich für jede dieser Leistungen nicht selten eine eigene Gruppe von Individuen entwickelt.

In diesen Fällen unterscheidet man dann zunächst besondere Ernährungsthiere (sogenannte Saugröhren), die als einfache cylindrische oder trompetenförmige Anhänge mit einer Mundöffnung erscheinen und für die materiellen Bedürfnisse der ganzen Colonie zu sorgen haben. Wo den Ernährungsthieren zugleich noch das Geschäft des Fanges obliegt, da tragen sie an ihrem hinteren Ende einen langen Fangfaden, der mit Flüssigkeit gefüllt werden kann und dann eine außerordentliche Brauchbarkeit entfaltet. Sonst aber sind es wiederum besondere Individuen von einer einfach bläschenförmigen Beschaffenheit (sogenannte Tentakelbläschen), die mit diesem Faden versehen sind, ihn mit dem Inhalte ihrer Leibeshöhle anfüllen und für die Bedürfnisse des gesammten Thierstockes verwenden. Außer diesen Tentakelthieren giebt es aber noch zum Zwecke des Schutzes besondere Deckthiere (sogenannte Deckstücke), die gewöhnlich einzeln über den Ernährungsthieren angebracht sind und in mannigfacher Weise die Form einer Schuppe, eines Schildes oder Helmes wiederholen.

Die Siphonophoren sind bekanntlich frei schwimmende Thierstöcke. Die Bewegungskraft, die sie für diese Lebensweise in Anspruch nehmen, ist aber gleichfalls nur das Product besonderer ausschließlich locomotiver Individuen, die eine glockenförmige Gestalt besitzen (sogenannte Schwimmglocken) und in wechselnder Anzahl, je nach den Bedürfaissen der Colonie, an dem einen Ende des Thierstockes angehäuft sind. Den festsitzenden Hydroidenstöcken fehlt natürlich diese Ausstattung. Aber dafür findet man häufig am unteren Ende des Stammes einige rankenförmige Ausläufer, die nach Art der Stolonen auf der Unterlage hinkriechen, den Unebenheiten derselben sich anschmiegen und in solcher Weise als Klammerorgane dienen. Wir greifen gewiß nicht fehl, wenn wir auch diesen Gebilden eine individuelle Bedeutung vindiciren. Schon ihre Aehnlichkeit mit den Zweigen des Thierstockes, die ja gleichfalls nur das Product einer fortgesetzten Knospung sind, wird diese Ansicht rechtfertigen. Es bedürfte zur völligen Bestätigung derselben kaum einmal der interessanten Versuche von Cavolini (Abh. über die Pflan-

Digitized by Google

zenth. des Mittelmeeres S. 71), nach denen diese Triebe bei umgekehrten Hydroidenstöcken in einigen Wochen Mund und Tentakel bekommen, wie die Ernährungsthiere, während die Knospen der früheren Zweige dafür in einfach fadenförmige Ranken sich verlängern.

Nachdem wir jetzt nun die Erscheinungen des Polymorphismus unter den Thieren kennen gelernt haben, wollen wir einen Augenblick noch bei dem Pflanzenreiche verweilen. Daß die Coloniebildung einen sehr allgemeinen Charakter der Vegetabilien darstellt (»totidem gemmae, totidem plantae«), ist schon oben gelegentlich von uns erwähnt worden. Aber unverkennbar ist es auch ferner, daß die Pflanzenstöcke uns nicht bloß das Bild einer auf ungeschlechtlichem Wege sich vergrößernden und verjüngenden Familie vorführen, sondern ein zusammenhängendes Ganzes ausmachen, dessen einzelne Glieder durch ungleiche Bildung von einander verschieden sind und sich durch ihre Leistungen gegenseitig ergänzen (vgl. die schönen Betrachtungen von A. Braun, über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur S. 54). Die Gewächse sind polymorphe Pflanzenstöcke, in noch weit größerer Ausdehnung, weit allgemeiner, als die Thierstöcke.

Wir können nicht dabei verweilen, die Art der Arbeitstheilung, die diesen Polymorphismus bestimmt, und die Verschiedenheiten derselben in den einzelnen Pflanzengruppen nachzuweisen. Nur im Allgemeinen wollen wir bemerken, daß wir auch hier, wie in den Thierstöcken, nicht selten besondere ernährende, befestigende, vegetative, proliferirende und geschlechtlich entwickelte Individuen unterscheiden können.

Selbst bei den ungestalten phanerogamischen Pflanzen mit einer Gipfelblüthe können wir die Züge des Polymorphismus noch nachweisen. Ihre Eichen entwickeln sich, wie wir früher (S. 855) gesehen haben, in besonderen knospenartigen Gebilden, den sogenannten Samenknospen, die wir trotz ihrer Kleinheit und Unselbstständigkeit mit gleichem Rechte als eigene Individuen betrachten dürfen, wie eine jede andere Knospe des Pflanzenstockes. Gleich den sessilen Geschlechtsthieren unserer Hydra bleibt diese Samenknospe bei den Phanerogamen mit der übrigen Pflanze in beständigem Verbande. Aber wie in anderen Hydroiden diese Geschlechtsindividuen sich loslösen, und zu einer selbstständigen Entwickelung gelangen, so ist es auch in dem Pflanzenreiche nicht unerhört, daß die Samenknospe (schon auf einem frühen Stadium der Bildung, als sogenannte Spore) von ihrer Mutterpflanze sich abtrennt und zu einem eigenen Geschöpfe wird. Es ist der Generationswechsel bei den Blattkryptogamen, auf den ich hier hindeute, ein Vorgang, der also auch hier bei den Pflanzen, wie wir es vorhin für die Thiere nachgewiesen haben, sich zunächst und unmittelbar an die Erscheinungen des Polymorphismus anreiht.

Urerzeugung.

Die Phänomene der Zeugung, die wir bisher zum Gegenstande unserer Darstellung gemacht haben, lassen sich ohne Ausnahme unter den Begriff einer gleichartigen Zeugung (generatio homogenea) zusammenfassen. Das Thier producirt eine Brut, die mit ihren Eltern und Nachkommen eine bestimmte, abgeschlossene Form des organischen Lebens (eine Art, species)

Digitized by Google

darstellt, und beständig nach einem mehr oder minder langen und directen Entwickelungscyclus die Form des Mutterthieres wiederholt [1]).

Neben dieser gleichartigen Zeugung hat man von jeher aber auch noch eine ungleichartige (gen. heterogenea) angenommen. Es soll Fälle geben, in denen gewisse Organismen aus fremden, außerhalb ihrer Art gebildeten Substanzen ihren Ursprung nehmen.

Die Annahme einer solchen sogenannten Urerzeugung (gen. aequivoca s. spontanea) ist bis jetzt eine bloße Hypothese geblieben. Obgleich wir es allmälig gelernt haben, das Zusammentreten der Elemente zu regelmäßigen Krystallen und Zellen zu belauschen, ist es doch niemals gelungen, die Bildung eines Organismus auf dem Wege der Urerzeugung zu verfolgen. Es existiren allerdings eine Reihe von Beobachtungen, die in diesem Sinne dargestellt und gedeutet sind, aber eine nähere Prüfung derselben läßt ihre Beweiskraft in einem mehr als zweifelhaften Lichte erscheinen.

Ein Theil dieser Beobachtungen hat durch die Entdeckung des Generationswechsels, der Schwärmsporen u. s. w. eine eben so einfache, als natürliche Erklärung gefunden. Die übrigen sind dagegen augenscheinlicher Weise ohne jene Sorgfalt und Umsicht angestellt, die wir doch gewiß mit Recht in einer so gewichtigen Frage verlangen können [2]). Selbst die Beobachtungen von Pineau (Annal. des scienc. nat. 1845. T. III. p. 182) müssen wir in dieses Urtheil einschließen [3]), obgleich sie sonst gewiß von allen den Versuchen, die Existenz der Urerzeugung direct zu beweisen, die meiste Beachtung verdienen. Wenn es überhaupt eine Urerzeugung giebt, so wird sie sich gewiß noch am ersten auf dem von Pineau eingeschlagenen Wege, durch die mikroskopische Untersuchung infundirter Substanzen, außer Zweifel stellen lassen.

Die Frage nach der Urerzeugung ist vom philosophischen, wie vom naturhistorischen Standpunkte aus vielfach behandelt worden (vgl. namentlich Hein, die Lehre von der Urerzeugung. 1844), ohne bis jetzt zu einem Abschlusse zu kommen. Man hat aus principiellen Gründen bald die Existenz, bald die Unmöglichkeit derselben behauptet. Auf eine Prüfung dieser Gründe wollen wir uns hier nicht einlassen; wir wollen sogar von vornherein die Möglichkeit einer Urerzeugung zugeben. Man kann sich ja immerhin vorstellen, daß die niedrigsten vegetabilischen Organismen eben so gut die Bedingungen ihrer Entstehung, wie die ihres Wachsthumes in dem zufälligen Zusammentreffen gewisser äußerer Verhältnisse vorfinden; man kann selbst behaupten, daß eine organische Substanz von der Zusammensetzung des embryonalen Bildungsmateriales unter günstigen Umständen befähigt wird, ohne Weiteres die Entwickelung gewisser einfacher Thierformen zu veranlas-

---

[1]) Die Erscheinungen des Polymorphismus verbieten es uns, mit den übrigen Physiologen hier zu sagen: »das Thier producirt eine Brut, die entweder selbst oder in ihren Descendenten dem Mutterthiere ähnlich wird.«

[2]) Zu diesen gehören von neueren Arbeiten namentlich auch die wunderbaren »Entdeckungen« des Herrn Gros, die wohl schwerlich dazu dienen werden, der Lehre von der Urerzeugung neue Anhänger zu verschaffen. Nach diesen sollen sich u. a. die Epithelialzellen der Blasenschleimhaut bei dem Frosche ablösen und dann ein selbstständiges Thier (Torquatina) darstellen, das späterhin zu einer Opalina wird und sich schließlich durch Einpuppung in einen Rundwurm verwandelt (!). Vgl. Compt rend. 1850. Oct.

[3]) Die interessanten Entdeckungen von Stein haben zur Genüge gezeigt, wie unzureichend die Angaben von Pineau u. A. über die Entwickelungsgeschichte der Vorticellen sind.

Digitized by Google

en [1]). Für die höheren und höchsten Geschöpfe stößt die Annahme einer Urrzeugung allerdings auf unüberwindliche Hindernisse. Die Vorbedingungen ›er Entstehung sind hier so complicirt, in einem solchen Maße von der Mitvirkung zahlreicher planmäßig berechneter Umstände abhängig, daß sie wohl niemals zufällig im allgemeinen Naturlaufe irgendwo zusammentreffen. Aber ›ie Zeiten sind auch vorüber, in denen man ohne Weiteres Kröten, Fische ınd Insecten durch eine Urerzeugung entstehen ließ. Je mehr unsere Erfahrungen über die Fortpflanzung und die Lebensverhältnisse der Thiere an Umfang zugenommen haben, desto mehr ist das Gebiet der Urerzeugung allmälig ›erkleinert worden. Selbst die Helminthen (Eingeweidewürmer) geben heute für die Existenz der Urerzeugung so wenige Anhaltpunkte (vgl. R. Leuckart, Parasitismus und Parasiten im Arch. für physiol. Heilkunde IX. S. 200), daß es wirklich fast nur noch die einfachsten Organismen sind, bei denen dieselbe in Frage kommen kann.

Wenn wir übrigens die physiologische Möglichkeit einer Urerzeugung für gewisse Organisationen eingeräumt haben, so folgt doch daraus noch nicht, daß wir nun auch sogleich die wirkliche Existenz derselben zugeben. Wir wissen einmal, daß sich die vorhandenen Lebensformen ohne Ausnahme nach einem bestimmten Naturgesetze durch sich selbst erhalten, daß die Zahl ihrer Nachkommen, wo wir mit Sicherheit beobachten können, in allen Fällen für den Bestand und die Integrität derselben ausreicht. Nur die zwingendsten Gründe können uns veranlassen, außer dieser erfahrungsmäßig constatirten Zeugungsweise noch eine zweite anzunehmen, von der wir nichts Anderes wissen, als daß sie vielleicht nicht zu den absoluten Unmöglichkeiten gehört.

Die Gründe, mit denen man die Annahme einer Urerzeugung rechtfertigen will, haben durchaus nur einen negativen Charakter. Man hat es allerdings auch versucht, durch die Erinnerung an den ersten Ursprung alles Lebendigen hier einen Anhaltpunkt von positivem Werthe zu gewinnen, allein damit begiebt man sich offenbar auf einen äußerst schlüpfrigen Boden. Wir wollen es nicht in Zweifel ziehen, daß die lebendige Welt nach bestimmten Gesetzen einst aus rein mechanischen Naturwirkungen hervorgegangen ist, aber beweist denn das, daß die Bedingungen dieser Schöpfung noch unter den gegenwärtigen Verhältnissen unseres Erdballs wirksam sind? Entstanden nicht damals auch die höchsten Organismen auf demselben Wege? Entstanden sie nicht von allen am spätesten, also zu einer Zeit, die zunächst an die gegenwärtigen Verhältnisse des Naturlaufes anknüpft? Muß es nicht auffallend sein, daß trotzdem gerade für diese Geschöpfe die Bedingungen einer Urerzeugung hinweggefallen sind? Wie mißlich es überhaupt ist, die Vorgänge der Urerzeugung mit denen der Schöpfung zu vergleichen, geht zur Genüge schon daraus hervor, daß die Producte der Schöpfung ja beständig als neue Lebensformen erscheinen, während es sich bei der Urerzeugung nur um die Erhaltung der einmal bestehenden Formen handelt [2]).

---

[1]) Wir beschränken hier allerdings die Möglichkeit der Urerzeugung für die Thiere auf gewisse Voraussetzungen, aber das wird durch die Eigenthümlichkeiten des thierischen Lebens gewiß zur Genüge gerechtfertigt. Die Annahme, daß ein Thier unmittelbar aus anorganischen Massen, aus Schlamm und Feld, aus Aufgüssen von Erden und Salzen oder auch durch einen elektrischen Funken entstehen könne, muß heute in der That als eine arge physiologische Barbarei erscheinen.

[2]) Wir wollen es übrigens nicht verschweigen, daß von manchen Seiten auch wirklich eine noch bis heute fortgesetzte Schöpfung behauptet wird. Hat doch Lyell sogar berechnet, daß gegenwärtig z. B. in Europa alle 20 Jahre eine neue Thier-

Digitized by Google

Was die Anhänger der Urerzeugung für ihre Lehre anführen, reducirt sich hiernach im Wesentlichen auf das Vorkommen gewisser Organismen an Orten, die denselben scheinbar unzugänglich sind, und unter Umständen, die sich mit unseren dermaligen Kenntnissen von den Lebensverhältnissen derselben vielleicht nicht vollständig erklären lassen. Der thierische Körper beherbergt in den verschiedensten Organen, auch in den tiefsten und verborgensten (in geschlossenen Höhlen u. s. w.), eine ganze Fauna parasitischer Geschöpfe — sie sollen durch Urerzeugung aus einem amorphen oder geformten Bildungsmateriale (Zellgewebsfasern, Darmzotten u. s. w.) an ihrer Wohnstätte entstanden sein. Ein Gefäß mit Wasser füllt sich allmälig (namentlich bei Anwesenheit verwesender organischer Substanzen) mit einer ganzen Welt von mikroskopischen Geschöpfen, deren Physiognomie im Laufe der Zeit eine immer andere Beschaffenheit annimmt — es ist wiederum eine Urerzeugung, der dieselben ihren Ursprung verdanken. Allerdings ist die Annahme der Urerzeugung unter solchen Verhältnissen die einfachste, vielleicht auch (namentlich für den Laien) die nächste Erklärungsweise; aber sie zerhaut den Knoten, anstatt ihn zu lösen. Im Grunde genommen ist das Vorkommen der Eingeweidewürmer und Infusorien doch nicht wunderbarer, als die Anwesenheit gewisser Insectenlarven in geschlossenen Steinfrüchten, oder das Auftreten von Fischen und Krebsen in isolirten Tümpeln. Mit gleichem Rechte könnte man auch hier an eine Urerzeugung denken. Man hat es gethan, bevor man die Schicksale kannte, durch welche solche Geschöpfe an jenen Wohnort gelangten.

Es ist jedenfalls keine große Empfehlung für die Hypothese der Generatio aequivoca, daß sie sich ausschließlich auf Organismen beziehen muß, deren Lebensgeschichte zum Theil noch heute in ein großes Dunkel gehüllt ist. Erst seit wenigen Jahren sind wir auf jene merkwürdigen Metamorphosen aufmerksam geworden, die von zahlreichen Eingeweidewürmern während der Entwickelung durchlaufen werden, auf die genetischen Beziehungen, die zwischen gewissen Eingeweidewürmern und frei lebenden Geschöpfen obwalten. Wer weiß, welche weiteren Entdeckungen uns hier noch vorbehalten sind. Und nun gar erst die Infusorien, die sich dem unbewaffneten Auge fast völlig entziehen und selbst zum Theil an der Grenze unserer mikroskopischen Sehkraft stehen. Was wir bis jetzt über die Entwickelungsweise derselben wissen, reicht gerade hin, uns eine Fülle von Räthseln ahnen zu lassen, die sich hier in die einfachsten und unscheinbarsten Formen einhüllen.

So beschränkt nun übrigens unsere Kenntnisse von der Lebensgeschichte dieser Thiere auch immerhin sind, so bieten sie uns doch eine Reihe von wichtigen Anhaltpunkten, durch die wir bei der Erklärung ihres unerwarteten Vorkommens der hypothetischen Annahme einer Urerzeugung überhoben werden.

Um unsere Behauptung zu motiviren, verweisen wir zunächst auf jene mannigfaltigen Mittel und Kräfte, durch welche die Verbreitung der thierischen Organismen überhaupt bedingt wird. Man hat hier in früherer Zeit auf die Fähigkeit der Ortsbewegung ein gar zu einseitiges Gewicht gelegt. Es ist wahr, bei vielen, namentlich größeren Thieren bildet diese das ausschließliche Mittel der Verbreitung, aber in unzähligen anderen Fällen gesellen sich zu ihr auch noch die mannigfachsten Erscheinungen einer passiven

art, alle 40—50 Jahre ein neues Landthier, alle 8000 Jahre etwa ein neues Säugethier entstehen würde.

Digitized by Google

Wanderung. Bald ist es ein Thier, das die eigene oder fremde Brut verschleppt und an den verschiedensten (sonst vielleicht ganz unerreichbaren) Orten absetzt, bald sind es die kosmischen Kräfte, Wind und Welle u. a., die die Organismen von ihrem früheren Aufenthaltsorte entführen. Wir reden so viel von einem Zufall, der in den Gang der Dinge blind hineingreift, aber darüber vergessen wir gar oftmals, daß dieser Zufall als ein wohlberechnetes Moment in dem Haushalt der Natur überall da eine Anwendung findet, wo die gewöhnlichen Mittel zur Erfüllung der Naturzwecke nicht mehr ausreichen.

Solche Erscheinungen einer passiven (und activen) Wanderung sind es nun auch, durch welche das unerwartete und auffallende Vorkommen der Helminthen und Infusorien sich eben so einfach, als natürlich erklären läßt.

Es war ein fundamentaler Irrthum, wenn man früherhin annahm, daß die Helminthen nur im Inneren des lebendigen thierischen Körpers vorkämen, daß sie ausschließlich »Eingeweidewürmer« seien. Wir wissen jetzt mit größerer Bestimmtheit (vgl. Leuckart a. a. O.), daß diese Geschöpfe bald constant, bald zufällig eine kürzere oder längere Zeit hindurch gleich den übrigen Thieren frei in der Außenwelt verweilen, daß ihre Lebensgeschichte von Auswanderungen und Einwanderungen der mannigfachsten Art begleitet ist. In der Regel fällt die Zeit der freien Existenz in die Jugendperiode der Eingeweidewürmer. Als Eier (oder neugeborene Junge) verlassen sie den Körper ihres Wohnthieres, um außerhalb desselben im Wasser oder in der feuchten Erde die ersten Zustände ihrer Entwickelung zu durchlaufen. Mit der abweichenden Lebensart verbindet sich auch oftmals eine abweichende Organisation, eine Larvenform mit provisorischen Einrichtungen, die in zweckmäßiger Weise den Bedürfnissen des jungen Thieres sich anpaßt.

Die Auswanderung der Helminthen ist gewöhnlich und namentlich in allen denjenigen Fällen, wo sie zur Zeit des Eilebens stattfindet, eine unfreiwillige Auswanderung. Mit den verschiedenen Excreten des Körpers (hauptsächlich den Fäcalmassen) werden dieselben durch die natürlichen Wege nach außen geschafft. Wo sie auf eine andere Weise den Körper verlassen, geschieht dieses entweder unter Mitwirkung der Mutterthiere oder mittelst einer activen Wanderung, die sie geraden Weges vielleicht aus den inneren Organen durch die äußeren Bedeckungen ihres Wirthes hindurch ins Freie führt.

Nach einer kürzeren oder längeren Dauer wird das freie Leben wiederum mit einem parasitischen Aufenthalte vertauscht. Manche Helminthen gelangen (hier und da schon als Eier) bei der Aufnahme der Nahrung und des Wassers in den Darm oder die Kiemenhöhle eines Thieres, andere durchbohren die Haut und die Muskelmassen des Körpers, um im Inneren desselben die verschiedensten Organe zu ihrer Wohnstätte zu machen. Allerdings kann dieses zunächst nur bei solchen Thierformen geschehen, die mit den freilebenden Helminthen an denselben Orten vorkommen.

Es sind vornehmlich Wasserthiere, bei denen wir die Erscheinungen einer activen Einwanderung beobachten. Aber mit dem Aufenthalte in diesen Thieren ist der Lebenslauf der Helminthen noch nicht in allen Fällen geschlossen. Ihre Wirthe dienen unzähligen anderen Arten zur Nahrung, und so gelangen denn die Helminthen vielleicht durch eine ganze Reihe von successiven Wanderungen auch schließlich hinein in die räuberischen Landthiere.

Freilich wird man nun weiter fragen, auf welche Weise denn solche Geschöpfe, die weder im Wasser leben, noch eine lebendige Beute verzehren,

Digitized by

auf welche Weise namentlich die pflanzenfressenden Landthiere und die Menschen ihre Eingeweidewürmer auffammeln. Aus Mangel an hinreichenden Erfahrungen wird die Beantwortung dieser Frage einstweilen noch ungenügend ausfallen müssen. Aber trotzdem ist auch hier kein Grund für die Annahme einer Urerzeugung. Die betreffenden Geschöpfe bieten den Parasiten durch ihre Sitten und Bedürfnisse vielfache Gelegenheit zu einer Einwanderung. Das Wasser, welches sie trinken, die Sümpfe, welche sie durchwaten, selbst der feuchte Wiesengrund, auf dem sie lagern, wird manchen Schmarotzer in den ersten Stadien seines Lebens beherbergen und ernähren, manchen Schmarotzer an den Ort seiner weiteren Bestimmung abliefern. (So wissen wir es z. B. von dem sogenannten Medinawurme des Menschen.) Ueberdies müssen wir bedenken, daß nicht alle Helminthen während ihres freien Lebens ausschließlich im Wasser vorkommen, sondern auch an anderen Orten und unter anderen Umständen, daß gelegentlich selbst die Nahrung der Pflanzenfresser und des Menschen mit Helminthen (die in manchen Fällen zufällig durch Insecten u. s. w. verschleppt sein mögen), behaftet sein wird. Stein hat kürzlich (Zeitschr. für wiss. Zool. IV. S. 206) in den Mehlkäfern, die in unseren Bäckereien und Getreideböden so häufig sind, eine solche Menge junger Spuhlwürmer und Bandwürmer (die zum Theil erst eben aus ihren Eiern ausgeschlüpft waren) aufgefunden, daß er die Zahl derselben in einem einzigen Speicher auf mehrere Millionen schätzen konnte. Wer dürfte es bei einer solchen Verbreitung von Helminthenkeimen noch fernerhin wagen, an eine Generatio aequivoca zu denken!

Ebensowenig, wie die Uebertragung der Helminthen in den lebendigen thierischen Körper, ist auch das Vorkommen derselben in geschlossenen Organen und Höhlen ein undurchdringliches Räthsel. Wir haben schon vorher bemerkt, daß viele Eingeweidewürmer von außen in den Körper ihrer Wirthe sich einbohren, daß sie durch die Haut und Muskelmasse in die Leibeshöhle und die inneren Organe hineindringen. Die Thiere mit einer festen Bedeckung sind allerdings zum großen Theil vor solcher Einwanderung gesichert, aber auch vom Darmcanale aus bahnen sich die Helminthen einen Weg in das Innere. Kein Organ ist so geschützt, kein Körpertheil so entlegen, daß die Eingeweidewürmer ihn nicht erreichen könnten. Häute und Gewebe werden durchbohrt, ganze Körpertheile in dieser oder jener Richtung durchsetzt. Selbst der Blutstrom dient hier und da den Helminthen zur Fortbewegung. Wir kennen Fälle, in denen gewisse mikroskopisch kleine Würmer mit den Blutkörperchen circulirten, und endlich an irgend einer Stelle, vielleicht weit entfernt von dem Orte, an dem sie die Gefäßhäute durchbohrt hatten, abgesetzt wurden.

Die Existenz der Eingeweidewürmer bietet unter solchen Umständen fernerhin also keine Stütze für die Annahme einer Urerzeugung. Wo wir einen Schmarotzer antreffen, da dürfen wir fortan nur auf eine Einwanderung, nicht auf einen autochthonen Ursprung zurückschließen, selbst wenn es auch vielleicht für den Augenblick noch unmöglich wäre, die Art dieser Einwanderung und den Weg, auf dem sie vor sich gegangen ist, mit absoluter Bestimmtheit nachzuweisen.

Aber die Anhänger jener Lehre berufen sich auch auf das Vorkommen der Infusorien, und scheinbar vielleicht mit um so größerem Rechte, als diese Geschöpfe ja bekanntlich — freilich behauptet Ehrenberg noch immer das Gegentheil — an Einfachheit des Baues alle anderen Organismen bei Weitem übertreffen. Allein trotzdem werden diese Thiere die Annahme der

Urerzeugung wohl schwerlich wiederum zu einer allgemeinen Geltung bringen. Die Untersuchungen von Ehrenberg u. A. haben es allmälig außer Zweifel gestellt, was man schon längst vermuthete, daß die Winde und Strömungen der Atmosphäre zahllose Mengen dieser Thierchen emporheben und an den mannigfachsten Orten (auf Bäumen, Dächern, in den Häusern u. s. w.) absetzen [1]). Es möchte unter den gewöhnlichen Verhältnissen wohl kaum einen Ort geben, der vor der Zufuhr dieser mikroskopischen Geschöpfe — die größesten Infusorien, die Stentoren, die mit bloßem Auge sehr gut sichtbar sind, habe ich niemals in künstlichen Infusorien angetroffen — gesichert wäre. Wie sie mit dem Staube sich in unsere Dachrinnen niederlassen, so werden sie gelegentlich auch in unsere Infusionen hineinfallen und hier, unter günstigen Umständen, in kurzer Zeit sich außerordentlich vermehren. Wo man früher kaum ein einziges dieser Thierchen antraf, da findet man nach wenigen Tagen viele Hunderttausende und Millionen, die an Zahl noch immerfort zunehmen, bis sie schließlich die äußeren Bedingungen ihrer Existenz erschöpft haben und eben so massenhaft, als sie entstanden, wiederum zu Grunde gehen, um einer neuen, vielleicht auf demselben Wege herbeigeführten Lebensform mit anderen Bedürfnissen Platz zu machen.

Die Uebertragung der Infusorien durch Wind und Luft ist um so leichter, als diese Thierchen von der Natur in augenscheinlicher Weise mit einer großen Lebenstenacität versehen sind. Die Gewässer, in denen sie vorkommen, können völlig austrocknen, ohne daß das infusorielle Leben dadurch gänzlich zerstört wird. Die einzelnen Thierchen ziehen sich zusammen, umgeben sich auch oftmals mit einer cystenförmigen Kapsel und schützen sich dadurch (gleich den Lufteiern) vor einem vollständigen Austrocknen [2]). Sie verharren in diesem Zustande, bis sie bei Zutritt von Wasser ihr früheres Leben wiederum beginnen. Aehnliche Erscheinungen kennt man bekanntlich von vielen anderen niederen Thieren, von Rundwürmern, Räderthieren, Tardigraden u. s. w. (Den Macrobiotus Hufelandi konnte H. Schultze sogar zehn Jahre lang in trockenem Dachrinnensande lebendig aufbewahren.)

Die Erscheinungen der passiven Wanderung, durch welche wir das Vorkommen der Infusorien und Helminthen wenigstens eben so einfach und vielleicht noch naturgemäßer erklären können, wie durch die Annahme einer Urerzeugung, sind übrigens begreiflicher Weise mit einer großen Menge von Verlusten verbunden. Viele Tausende dieser Thiere werden zu Grunde gehen, bevor vielleicht nur ein einziges durch die Gunst des Zufalles das endliche Ziel seiner Bestimmung erreicht. Aber diese unausbleiblichen Verluste sind im Haushalt der Natur hinreichend vorgesehen (vgl. S. 731). Es giebt kaum andere Thiere, die sich durch ihre Fruchtbarkeit den genannten an die Seite stellen ließen. Wenn von den sechszig Millionen Eiern, die ein weiblicher Spulwurm jährlich producirt (es giebt Fälle, wo ein Kind viele Hunderte von Spulwürmern beherbergt), verhältnißmäßig eben so viele, wie bei den übrigen Thieren zur Entwickelung kämen, so würde bald die ganze

[1]) Ehrenberg fand diese Geschöpfe ebensowohl in dem gewöhnlichen atmosphärischen Staube, als auch im Passatstaube. Rabenhorst will dieselben durch Bewegung angehauchter Glasplatten (namentlich in den stagnirenden Luftschichten geschlossener Räume) aus dem Luftraume selbst gefangen haben. (Schmidt's Jahrbücher 1850. Bd. 68. S. 383.)

[2]) In einem Glase mit Vorticellen, das nach dem Austrocknen wiederum mit Wasser gefüllt wurde, zeigten sich die früheren Bewohner alsbald von Neuem.

Digitized by Google

thierische Schöpfung mit Helminthen übersättigt sein. Ehrenberg berechnet die Nachkommenschaft einer Vorticelle in vier Tagen auf 140 Billionen; die jährliche Brut dieser Thiere würde trotz ihrer Kleinheit keinen Raum in unseren Gewässern finden, wenn die Vermehrung nicht durch andere Verhältnisse beschränkt wäre.

Bis vor Kurzem hat man übrigens mit scheinbarem Rechte behauptet, daß es unter den Eingeweidewürmern neben den zahlreichen Arten mit immenser Fruchtbarkeit auch andere gebe, die nicht bloß geschlechtslos seien, sondern überhaupt auch einer jeden Fortpflanzungsfähigkeit entbehrten. Als Hauptrepräsentanten dieser Formen betrachtete man die Finnen (Cysticercus), die mit einigen anderen ebenfalls geschlechtslosen, aber doch proliferirenden verwandten Thieren (Coenurus, Echinococcus) als »Blasenwürmer« in einer eigenen Helminthenordnung zusammengestellt werden.

Wenn es wirklich Thiere ohne alle Fortpflanzung gäbe, so würde die Existenz derselben ein unwiderleglicher Beweis für die Generatio aequivoca sein. Aber solche Thiere giebt es nicht. Die Blasenwürmer, die man früher für besondere Thierarten hielt, sind bloße Bandwürmer, die unter bestimmten Verhältnissen (außerhalb des Darmes im Körper der Warmblüter) eine Reihe von eigenthümlichen Veränderungen erfahren und die genuinen Charaktere ihrer Stammeltern mehr oder minder vollständig ablegen. Die Natur dieser Thiere ist jetzt außer allem Zweifel. Wir können nicht nur die allmälige Bildung der Blasenwurmformen genetisch verfolgen (vgl. Leuckart, Arch. für Naturgesch. 1848. I. S. 7), sondern haben auch durch Küchenmeister's höchst interessante Experimente (Prager Vierteljahrsschrift 1852. S. 106) gelernt, solche Blasenwürmer durch Aenderung der äußeren Lebensbedingungen — Uebersiedelung in den Darmcanal — in eine normale Bandwurmcolonie zu verwandeln [1]).

Trotzdem aber bleibt die Existenz dieser Blasenwürmer ein Gegenstand von größtem Interesse. Sie liefert uns den Beweis, daß die Beschaffenheit der äußeren Lebensverhältnisse in hohem Grade auf die Entwickelung der Thierformen influirt, daß dieselbe Thierart — mit Rückblick auf die Erscheinungen des Polymorphismus möchten wir hier noch hinzufügen: auch in isolirtem Zustande — unter verschiedenen Umständen zu sehr heterogenen Bildungen sich entfalten kann. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Blasenwürmer nicht das einzige Beispiel einer solchen Metabolie sind. Schon von mehreren Seiten ist darauf hingewiesen (von Bruch, Henle, Leydig), daß auch die Rundwürmer vielleicht in den sogenannten Gregarinen eine solche zweite Lebensform besitzen. Wer weiß, ob nicht auch die Erscheinungen des infusoriellen Lebens noch einmal auf diesem Wege ihre Erklärung finden werden. Für die niederen Pflanzen liegen bereits eine Menge von Thatsachen vor, die darauf hinweisen — obgleich wir nicht verkennen wollen, daß vielleicht viele dieser Thatsachen auf einer ungenauen oder unzureichenden Beobachtung beruhen.

Jedenfalls haben wir mit diesen Andeutungen ein Verhältniß berührt, das bei der naturhistorischen Erklärung gewisser Vorkommnisse der niederen

---

[1]) Die Experimente von Küchenmeister sind späterhin von Lewald (de cysticercorum in taenias metamorphosi. Dissert. inaug.) und v. Siebold (Froriep's Tagesber. 1852. Aug.) wiederholt und erweitert worden. Ich selbst habe aus dem Cyst. pisiformis der Hasen, im Darm der Füchse die Taenia serrata erziehen können.

Digitized by Google

Organismen, bei der Kritik der Lehre von der Urerzeugung alle Beachtung verdient. Unsere Kenntnisse von den Lebensverhältnissen dieser Geschöpfe lassen einstweilen hier noch manche Lücke, die mit der Annahme einer Urerzeugung nur nothdürftig überbaut, aber nicht ausgefüllt werden kann.

Man hat vielfach den Versuch gemacht, die Frage, um die es sich hier handelt, auf *experimentellem Wege* zu erledigen. Wenn es wahr ist, daß die thierischen (wie pflanzlichen) Infusorien von außen in unsere Aufgüsse hineingelangen, so dürfen sie sich natürlich nach Abschluß einer jeden Zufuhr nicht mehr darin vorfinden. Leider ist es nun aber im höchsten Grade schwierig, alle jene Möglichkeiten zu beseitigen, durch welche eine solche Zufuhr geschehen kann. Die früheren Experimentatoren haben es hierbei so wenig genau genommen, daß die Resultate ihrer Versuche auf keine fernere Beachtung Anspruch machen können. Es sind vielleicht nur die Experimente von *Schwann* (Poggendorff's Annalen Bd. 41. S. 184) und von *Helmholtz* (Müller's Arch. 1843. S. 453), die in dieser Hinsicht unseren Anforderungen Genüge leisten. Und Beide haben in überzeugender Weise dargethan, daß eine Infusion, die zur Ertödtung der darin etwa befindlichen Keime vorher gekocht ist, niemals von Infusorien heimgesucht wird, sobald sie nur mit solcher Luft in Berührung kommt, die entweder durch eine glühende Röhre oder durch Schwefelsäure, Aetzkali und dergleichen hindurch streicht. Aber trotzdem ist es sehr zweifelhaft, ob diese Experimente unsere Frage entscheiden können. Es ist ja immerhin möglich, daß die Vorsichtsmaßregeln, die man zur Entfernung der vorausgesetzten Keime anwandte, zugleich die Bedingungen aufgehoben haben, die für die Urerzeugung der Infusorien nothwendig waren. Freilich sind uns diese Bedingungen unbekannt, aber trotzdem müssen wir diesen Einwurf respectiren, besonders da die Behandlung der einströmenden Luft (namentlich die Berührung mit einer glühenden Substanz, die den Sauerstoff der Luft absorbirt) wohl schwerlich ganz ohne Einfluß auf die chemische Zusammensetzung derselben geblieben sein mag. Ein künstlich producirtes Gasgemenge, wie man es gleichfalls ohne Infusorienbildung anstatt der Luft zugeführt hat, wird natürlich ebenso wenig genügen können.

Unter solchen Umständen schien es mir räthlich, diese Experimente nach einer anderen Methode zu wiederholen. Eine Reihe von gewöhnlichen Arzneiflaschen (für 12 Unzen) wurden fast bis zur Hälfte mit Infusionen von Fleisch, Mehl, Heu, Fruchtsäften ꝛc. angefüllt und der Siedhitze ausgesetzt, sodann bei eintretender Abkühlung schnell mit einem eben so behandelten Korke fest verschlossen und mit Siegellack überzogen. Um den etwaigen Luftaustausch durch Siegellack und Kork zu erschweren, wurden endlich die Flaschen umgedreht und damit ihrem Schicksale überlassen. *In allen diesen Fällen fand niemals eine Infusorienbildung statt*, während ein nebenstehendes Näpfchen mit denselben Substanzen (gleichfalls gekocht) schon nach wenigen Tagen sich mit Pilzefflorescenzen, mit Vibrionen, Paramäcien u. s. w. anfüllte. Man wird nun freilich die Beweiskraft dieser Versuche in Zweifel ziehen und behaupten, daß der gehemmte Luftzutritt die Möglichkeit einer Urerzeugung hier verhindert habe. Um die Gültigkeit dieses Einwurfes zu prüfen, bedurfte es einer neuen Versuchsreihe. Frisches Fleisch, frische Fruchtsäfte (von Johannisbeeren), stark gedörrtes Mehl und Heu wurden mit reinem Quellwasser — dessen Infusorienmangel, so weit es anging, durch das Mikroskop constatirt war — in eben solche vorher stark erwärmte Flaschen eingeschlossen, verkorkt und mit Siegellack überzogen. Das

Digitized by Google

Resultat war ein verschiedenes. Manche Gläser blieben ohne Organismen, aber in anderen fanden sich schon nach einiger Zeit Gährungspilze, Fadenpilze, Vibrionen und monadenartige Geschöpfe, deren Keime jedenfalls (da Gefäß, Wasser und organische Substanz ohne lebendige Beimischungen waren) in dem Luftraume der Gläser vorhanden gewesen sein müssen. Eine Erneuerung der Luft ist also, wie wir uns überzeugen, für die Bildung von Organismen nicht absolut nothwendig. Daß dieselbe dadurch aber in einem hohen Grade befördert wird, kann uns nicht überraschen, da ein jeder neue Volumtheil Luft die Möglichkeit einer Keimzufuhr erhöhet. Mit Absicht waren zu unserer zweiten Versuchsreihe einige Gläser mit einem Sprung gewählt worden, durch welche bei jedem Temperaturwechsel ein Luftstrom aus- und einstreichen mußte. Diese letzteren waren es vor allen anderen, die sich bald mit zahlreichen Organismen erfüllten.

Uebrigens habe ich auch den Versuch gemacht, die Infusionen der ersten Reihe (in sogenannten Reagirgläschen) durch einen Verschluß mit Blasehaut der Art abzusperren, daß dadurch wohl der Zutritt eines körperlichen Elementes, aber nicht zugleich der der Luft gehindert wurde. Die Festigkeit des Verschlusses wurde durch das Erwärmen des umgekehrten Gläschens — wobei sich die kleinste Schadhaftigkeit durch Austritt der im Inneren stark gepreßten Flüssigkeit zu erkennen gab — geprüft, der Wechselverkehr der inneren und äußeren Luft durch fleißiges Anfeuchten der trennenden Membran erleichtert. Aber auch in diesen Fällen blieb der Inhalt des Gläschens beständig ohne lebendige Bewohner.

Ob es mir gelungen ist, mit dieser Methode alle die Einwürfe hinweggeräumt zu haben, die man überhaupt gegen die Beweiskraft solcher Versuche vorbringen kann, weiß ich nicht. Aber das scheint mir außer Zweifel, daß die Resultate des Experimentes bei Weitem mehr gegen, als für die Existenz einer Urerzeugung sprechen.

Die heutige Naturforschung hat es sich zur Norm gemacht, keine Lehre zu dulden, die durch die Erfahrung nicht erwiesen, noch als nothwendig gefordert ist. Die Annahme einer Urerzeugung würde uns zwingen, diesen Satz zu verleugnen.

Rud. Leuckart.

Digitized by Google

Nachtrag

zu dem voranstehenden Artikel

„Zeugung“

vom

Herausgeber.

Haller begann vor nunmehr 88 Jahren den letzten Band seiner Elementa physiologiae mit den Worten: Difficillimum adgredior laborem et exitum vix promitto, qui lectori satisfaciat; primordia enim novi hominis (i. e. organismi) ipsa natura velat.

Diese Worte kann man heute noch fast vollgültig auf jede Arbeit über die Generationslehre anwenden, so sehr wir auch im naturhistorischen Detail der die Zeugung begleitenden Erscheinungen nicht bloß im Massenhaften fortgeschritten sind, sondern in der That in der Vereinfachung und vernünftigen Verallgemeinerung der mannigfaltigen hierher gehörigen Vorgänge gewonnen haben. Mit der sinnlichen Beobachtung der morphologischen Phänomene sind wir sogar fast bis an die letzten möglichen Grenzen vorgedrungen.

Als ich vor nunmehr fast 20 Jahren mich näher mit der Generationslehre zu beschäftigen anfing, begann ich meine Studien mit der mikroskopischen Analyse der Keimstoffe, des Eies und des Samens, und führte dieselben durch die ganze Thierreihe hindurch.

Wer den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse und allgemeinen Anschauungen über die morphologischen Verhältnisse der primären Keimstoffe mit dem Zustande vergleicht, wie ich denselben antraf, kann sich kaum mehr eine Vorstellung machen von der chaotischen Verwirrung dieses Theils der Generationslehre, welcher doch offenbar die erste Grundlage für jeden weiteren Fortschritt bilden mußte.

Man wußte nicht genau, was man unter dem primitiven Ei zu verstehen hatte und ob dasselbe ein durchgreifendes gleichmäßig zusammengesetztes Gebilde durch die ganze Thierreihe sei oder nicht. Die classischen Untersuchungen Purkinje's und von Baer's hatten zwar hier, besonders für

Digitized by

die Eier der Wirbelthiere mächtig vorgearbeitet, aber daß die niedersten wirbellosen Thiere ein ganz aus denselben primitiven Elementen gebildetes Ei besitzen, war noch unbekannt. In dem 1835 erschienenen Prodromus historiae generationis gelang es mir, die morphologische Identität der Eibildung durch die ganze Thierreihe nachzuweisen. Hierauf, wie ich ausdrücklich bemerken muß, nicht auf die Entdeckung des Keimflecks, von der man mir neuerdings vorwirft, einst »viel Staub aufgeworfen zu haben«, lege ich den eigentlichen Werth.

Von dem Zustande dieses Abschnittes der Generationslehre vor 18 Jahren geben die ersten Bände von Burdach's Physiologie in der ersten und zweiten Auflage das beste Zeugniß, eben so von unserer damaligen Kenntniß der Elemente der männlichen Zeugungsflüssigkeiten. Burdach und v. Baer hielten die Samenthierchen noch 1835 für Cerkarien, für zufällige Entozoen, und Letzterer sagt wörtlich: »Die hier ausgesprochene Ansicht, daß die Samenthierchen weder der allein wirksame noch der allein wesentliche Theil des Samens sind, theile ich vollkommen ..... Die Samenthierchen scheinen mir Entozoen des Samens.« Baer vergleicht sie weiter, indem er sagt: »Es sind Schmarotzer des Samens, wie die Distomen, die Cerkarien, welche überall auftreten, wo sich Schleim oder Eiweißstoff anhäuft.«

Die Spermatozoen als durchgreifende wesentliche Elemente des Samens mit specifischer Formverschiedenheit in den einzelnen Thierclassen und Arten, aber von bestimmter cyklischer Entwickelung und aus Blasen nachzuweisen, gelang mir in einer Reihe einzelner Abhandlungen. Die trefflichen Arbeiten Carl v. Siebold's schlossen sich den meinigen bestätigend und erweiternd an. Die merkwürdige Thatsache der gehemmten Entwickelung ihrer genuinen specifischen Formen, wie ich sie bei den Vogelbastarden nachwies, erklärten Joh. Müller, Henle u. A. für eines der bedeutungsvollsten Facta der Zeugungslehre. Die Frage über die Animalität oder Nichtanimalität der Spermatozoen hielt ich damals noch nicht für spruchreif. Aber die von Ehrenberg, Valentin, Henle u. A. beschriebenen Spuren von innerer Organisation, von deutlichen Ernährungsapparaten bestritt ich. Jedoch erst Kölliker erklärte diese merkwürdigen beweglichen Gebilde im Samen für bloße histologische Formelemente, nannte sie Samenfäden und zeigte ihre Entwickelung aus Zellen durch die ganze Thierreihe.

Vielleicht giebt es keine einzige anatomisch-physiologische Lehre, welche eine solche Reihe der abenteuerlichsten Vorstellungen in ihrer geschichtlichen Entwickelung aufzuweisen hat, als die Lehre von den »Samenthierchen«. Von ihrer Entdeckung an zu Ende des 17. Jahrhunderts bis auf unsere Tage hat man hundert verschiedene Meinungen über ihre Natur und muthmaßliche Function aufgestellt. Nach unserem jetzigen Standpunkte erscheint uns die noch vor wenigen Jahren ausgesprochene Meinung, daß es »Infusorien« oder »zufällige schmarotzende Entozoen« seien, die von Prevost und Dumas vor 30 Jahren vorgetragene Behauptung, daß die Spermatozoen ins Ei treten und das Gehirn und Rückenmark des künftigen Embryo bildeten, kaum weniger abenteuerlich, als die vor 150 Jahren ausgesprochenen phantastischen Ansichten, wo man sie als junge Embryonen betrachtete, sie mit Menschengesichtern abbildete, wo einzelne Beobachter die kleinen Menschenfiguren mit Kopf, Brust, Armen und Beinen auskriechend mit ihren eigenen Augen gesehen haben wollten, wo man ihnen, z. B. bei den Schafen, im Hoden schon das Naturell ihrer Eltern zuschrieb und sie in Heerden beisammen leben ließ, wo man behauptete, sie stritten sich um den Platz in den

Digitized by Google

Eierstöcken, verrenkten bei ihren desfallsigen Kämpfen die Glieder und wo man hieraus die Entstehung der Mißgeburten erklärte [1]).

Haben sich die Ansichten über die feinsten sichtbaren Elemente der primitiven Zeugungsstoffe durch die scharfe mikroskopische Analyse in den letzten 20 Jahren beträchtlich aufgeklärt, so gilt dies in viel geringerem Maaße von der Frage über die Natur der Wechselwirkung zwischen Samen und Ei und deren Verhältnisse zum künftigen Embryo, welche eigentlich der physiologische Mittelpunkt der ganzen Zeugungslehre ist und den man als die sogenannte Zeugungstheorie betrachtet.

Es wird angegeben, daß die Zahl der verschiedenen Zeugungstheorien schon zu Ende des 17. Jahrhunderts über 300 betragen habe. Sie sind alle nicht stichhaltig. Es entsteht nun die Frage, wie es sich mit der neuesten theoretischen Anschauung über die Art der Wirkung des Samens auf das Ei verhalte, welche von Bischoff aufgestellt wurde und die sich auch Professor Leuckart in dem vorstehenden, an Detail und scharfsinnigen eigenthümlichen Untersuchungen und Combinationen so reichen Artikel aneignet.

Hierüber habe ich mir vorgenommen, mich in diesem Nachtrage zu verbreiten. Ich bemerke, daß es zuerst meine Absicht war, den Artikel »Zeugung« selbst zu bearbeiten und so die Untersuchungen wieder aufzunehmen, denen ich zuletzt vor 14 Jahren in der ersten Abtheilung meines Lehrbuchs der Physiologie einen vorläufigen Abschluß gegeben hatte. Eine neue Erkrankung im vorigen Frühjahre verhinderte mich an der Ausführung, und da der endliche Abschluß des Handwörterbuchs drängte, so ersuchte ich meinen Freund Leuckart um die Uebernahme, wozu ich mich um so lieber entschloß, als wir früher in Göttingen einzelne Abschnitte der Generationslehre gemeinschaftlich besprochen und bearbeitet hatten, Leuckart aber seine Specialstudien in Gießen hierüber weiter fortsetzte. Das Publicum hat hierdurch nur gewonnen. Der ungemeine Reichthum und die lichtvolle Uebersichtlichkeit des vorliegenden Artikels, ganz auf dem Boden selbstständiger Forschung aufgebaut, werden dieser Arbeit einen bleibenden Werth und stets einen ehrenvollen Platz in der Geschichte unserer Wissenschaft geben. Fast in allen einzelnen Punkten schließe ich mich den Anschauungen des Verfassers entschieden an, namentlich auch in den meisten Differenzen, welche zwischen den Ansichten des Artikels und meiner früheren Darstellung im Lehrbuch der Physiologie obwalten. Ueber die Bedeutung der Menstruation bin ich vollständig zu Bischoff's und Leuckart's Ansichten bekehrt und meine frühere Annahme über die Bedeutung des liquor seminis im Verhältniß zu den Spermatozoen, als dem eigentlichen befruchtenden Elemente, habe ich längs aufgegeben.

Dagegen aber bin ich genöthigt, mich auf das Allerentschiedenste gegen die von dem trefflichen Embryologen Bischoff aufgestellte, von Leuckart acceptirte Ansicht über die Natur der Einwirkung des Samens auf das Ei zu erklären, was ich im Nachfolgenden specieller zu motiviren versuchen werde.

Bischoff, welcher früher auch der von Valisneri, Bory St.

---

[1]) Eine Zusammenstellung der hierher gehörigen Meinungen findet man in Burdach's Physiologie und in Ehrenberg's großem Infusorienwerke. Ehrenberg selbst erklärt sich hier noch (1838) positiv dafür, daß die Spermatozoen sich ganz wie Cerkarien verhalten und zu den Saugwürmern zu stellen seien.

Digitized by Google

Vincent, Valentin und mir vertheidigten Ansicht war, daß die Spermatozoen nur die Bestimmung hätten, den Lebensreiz des Samens oder die leicht veränderliche Mischung desselben zu erhalten und daß der liquor seminis das Ei imprägnire und eine chemische Wirkung darauf ausübe, gab dieselbe vollständig auf und stellte in einem Aufsatze: »Theorie der Befruchtung und über die Rolle, welche die Spermatozoiden dabei spielen« [1]), eine neue Ansicht auf, welche er auch ganz neuerdings wieder festzuhalten und zu begründen suchte [2]).

Diese Theorie der Befruchtung besteht im Wesentlichen darinnen, daß die bekannte Liebig'sche Lehre von den Contactwirkungen auf die Generationslehre angewendet wird, indem die Wirkung vom Samen aufs Ei gerade so, wie die von der Diastase auf die Stärke stattfinden soll, eine Wirkung, welche im allgemeinsten Ausdrucke darinnen besteht, »daß wir es hierbei mit einer Molekularbewegung eigenthümlicher Art zu thun haben, wobei von einem in einer inneren Bewegung begriffenen Körper diese Bewegung auf einen noch ruhenden in der größten Spannung zu einer ähnlichen inneren Bewegung befindlichen Körper übertragen wird.«

»Der Same,« sagt Bischoff weiter, »wirkt beim Contact, bei Berührung durch katalytische Kraft, d. h. constituirt einen in einer bestimmten Form der Umsetzung und inneren Bewegung begriffene Materie, welche Bewegung sich einer anderen Materie, dem Eie, die ihr nur einen höchst geringen Widerstand entgegensetzt, oder, wie wir auch sagen können, in dem Zustande der größten Spannung oder der größten Neigung zu einer gleichen und ähnlichen Bewegung und Umsetzung sich befindet, mittheilt und in ihr eine gleiche und ähnliche Lagerungsweise der Atome hervorruft« [3]).

Ueber diese seine Theorie sagt Bischoff neuerdings [4]): »Ihre Stützen sind die Thatsachen der Beobachtung und ihr wissenschaftlicher Werth liegt darinnen, daß sie einen der merkwürdigsten organischen Vorgänge eben so gut erklärt, als irgend eine andere Naturerscheinung erklärt ist:« und »denn erklärt ist eine Naturerscheinung, wenn es gelingt, sie einer Reihe anderer Erscheinungen anzureihen, die uns bereits bekannt sind. Darüber hinaus kenne ich keine Erklärung und darüber hinaus haben wir auch nie eine Erklärung der Befruchtung zu erwarten.«

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, eine Kritik von den Contactwirkungen in Bezug auf die chemischen Actionen zu versuchen, welche übrigens recht gut geliefert werden kann, ohne daß man dazu Chemiker von Profession zu sein braucht.

Ich müßte hier zurückgehen auf die erste Entwickelungsstufe dieser Lehre, welches doch offenbar die von Berzelius aufgestellte katalytische Kraft ist, wenn auch gerade Liebig und seine Schule gegen diese katalytische Kraft von Berzelius polemisirt und dafür unter dem Namen der »Contactwirkungen« eine modificirte Anschauung liefert, indem er in der ihm eigenthümlichen geistreichen Weise unter Benutzung der von Laplace und Berthollet ausgegangenen Ideen eine Reihe von Phänomenen der Umsetzung von Stoffen, worauf die Affinitätsgesetze nicht anwendbar sind, zu einer gemeinsamen Gruppe vereinigt.

---

[1]) S. Joh. Müller's Archiv. Jahrgang 1847. S. 422.
[2]) Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens. 1852. S. 13.
[3]) Joh. Müller's Archiv a. a. O. S. 435.
[4]) Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens, S. 15.

Digitized by Google

Indeß muß ich mein Bekenntniß so weit aussprechen, daß ich in Bezug auf jene große Reihe von Erscheinungen weder in der »katalytischen Kraft,« auf die sich Berzelius stützt, noch in der »Contactwirkung«, welche Berzelius und Liebig nebenbei noch als wirksam annehmen, irgend eine Erklärung der uns bisher noch ganz unzugänglichen Phänomene erblicken kann, sondern jenen Ausdrücken nur den Werth eines Bildes, eine rein negative Bedeutung zuschreiben kann, unter welche man wahrscheinlich sehr verschiedene Dinge zusammenbringt, auf welche die Gesetze der chemischen Affinität und der übrigen durch Maaß und Gewicht bestimmbaren physikalischen Kräfte bis jetzt nicht haben angewendet werden können.

Mit dem beliebten Ausdruck »Molekularbewegung« wird man sich hoffentlich nicht beruhigen wollen. Denn was wäre nicht alles Molekularbewegung?

Nun kennen wir vom Schall und vom Lichte wenigstens so viel, daß wir Form, Richtung und Zeitmomente der diesen Qualitäten zu Grunde liegenden Molekularbewegungen näher definiren können, und eben so wissen wir die Schwerkraft, die Elektricität und den Magnetismus, theilweise auch die chemische Affinität auf eine mathematische Grundlage zurückzuführen. Von der katalytischen Kraft, von der Contactwirkung und der Lebenskraft aber können wir gar nichts Positives anführen, was unseren Kenntnissen von jenen physikalischen Kräften irgend gleich käme.

Wenn daher Bischoff in der oben angeführten Stelle die Contactwirkungen unter die uns bekannten Erscheinungen rechnet, so möchte ich von meinem Standtpunkte aus dieselben zu den uns durchaus unbekannten zählen.

Aber ganz abgesehen davon, wenn ich alle die von Liebig bei den Contactwirkungen aufgeführten chemischen Vorgänge mit denen bei der Generation vergleiche, so komme ich vielmehr zum Schlusse, daß diese mit jenen nicht die geringste Aehnlichkeit haben, sondern sich ganz verschieden verhalten.

Weder bei der Katalyse noch bei der Contactwirkung hat man irgend angenommen, daß der afficirende Körper auf den afficirten Körper einen seiner Bestandtheile oder eine seiner specifischen Eigenschaften überträgt.

Ja wenn man den Embryo als ein Product des Samens und des Eies betrachtet, in so ferne derselbe entschiedene Eigenschaften vom Vater durch den Samen, von der Mutter durch das Ei empfängt und an sich manifestirt, so könnte man dies noch weit eher mit der gewöhnlichen chemischen Wirkung vergleichen, wo zwei Körper gemeinschaftliche Producte liefern.

Es würde in dieser Beziehung die alte Ansicht von Harvey, wornach die Wirkung des Samens auf das Ei mit der des Magnets auf das Eisen verglichen wird, viel ansprechender sein, denn das Eisen wird in Folge der Berührung mit dem Magnet in seinen Molekulen mit Qualitäten behaftet, welche jenen des Magnets gleichen; es wird hier wirklich etwas übertragen.

Indeß sind alle solche Vergleichungen doch nichts Anderes, als höchstens geistreiche Bilder und wesentlich immer nur Vergleiche von zwei incomparablen Erscheinungen.

Eigentlich ist der Anstoß, welchen der Same dem Ei zur Entwickelung ertheilt, doch nur als solcher ein mechanisches Moment, eine Einwirkung, die in ähnlicher Weise von hundert ganz verschiedenen Potenzen ausgehen kann. Die Wärme wirkt auf ein befruchtetes Hühnerei gerade so. Innerhalb der Grenzen von 30—35° Reaumur bewirkt die Wärme die Bewegungen im Ei, welche mit der Ausbildung des Embryo endigen.

Digitized

Außerdem ist die specifische Einwirkung eines bestimmten Samens auf die Eier eines Thieres von derselben oder einer nahe verwandten Species etwas von den Erscheinungen bei der Contactwirkung ganz Verschiedenes.

Je weiter wir die sogenannten Contacterscheinungen verfolgen, um so mehr finden wir, daß die Veränderungen in dem afficirten Stoffe von mehreren anderen in ihrer Zusammensetzung und in ihren Qualitäten höchst verschiedenen Stoffen ausgehen kann.

So, um bei einem der bekanntesten Fälle, welchen man sofort unter die Contactwirkungen subsumirte, stehen zu bleiben, bei der Verwandlung der Stärke in Traubenzucker, wissen wir, daß dieser Vorgang unter Berührung mit Diastase, mit Schwefelsäure, mit Speichel und anderen Verdauungssäften und vielleicht noch mit vielen anderen Körpern bewirkt werden kann.

Aller und jeder Versuch, die Befruchtungserscheinungen als Effecte bekannter physikalischer oder chemischer Wirkungen zu betrachten, wird zunächst immer scheitern. Bis jetzt sind es durchaus noch Resultanten unbekannter Componenten.

Wollte man, wie früher, eine Imprägnation des Eies durch die Samenflüssigkeit zulassen, so würde zwar hier sich eine stoffige Vermischung beider morphologischer Elemente, von denen doch das eine stets das nöthige Supplement des anderen ist, und eine chemische Action eher annehmen lassen. Aber eine weitere Erklärung würde auch hier scheitern an unserer völligen Unkenntniß der chemischen Qualität der eiweißartigen Körper. Wie in allen plastischen Stoffen, haben wir im Samen und Ei flüssige Proteinkörper mit kleinen Quantitäten Fett vor uns. Die ganze progressive und regressive Metamorphose von Samen und Ei, von Hoden und Eierstock vor, während und nach der Brunst bewegt sich unter denselben scheinbar so einfachen Bedingungen, aber gerade eben in dem unzugänglichen Capitel, welches den Fortschritten der physiologischen Chemie bis jetzt ein so unübersteigliches Hinderniß darbot.

Wir sind bei den Phänomenen der Zeugung und Entwickelung, bei der ganzen Lehre von der Gruppirung chemischer Atome zu bestimmten organischen Gestalten bis jetzt auf eine rein anatomische und äußerliche naturhistorische Beobachtung der Objecte verwiesen und es ist gar keine Aussicht, zunächst darüber hinaus zu kommen.

Was für Kräfte in den Keimstoffen thätig sind, die eine Zeit lang latent bleiben, aber doch potentia die Natur des gesammten Organismus in sich einschließen, welche Kräfte es bewirken, daß die Gruppirung chemischer Atome zu bestimmten organischen Gestalten erfolgt, deren ideelle historische Existenz durch sie zu einer wirklichen wird, — das alles ist uns ganz unbekannt.

Weder der Blumenbach'sche nisus formativus, noch die Caspar Friedrich Wolff'sche vis essentialis, noch die spätere, nunmehr auch abgängig gewordene »Lebenskraft«, noch die mannigfaltigen Kräfte, mit welchen Kielmeyer in seiner berühmten Rede einst Organismen und Organe bevölkerte, noch »Katalyse« und »Contactwirkungen« haben hier eine Einsicht in die Natur der lebendigen Wesen gewährt. Sie gleichen den Nymphen des Alterthums, den Nereiden, Najaden, Hamadryaden, mit denen die mythologische Physiologie der Alten die bewegten Gewässer und die Pflanzenwelt bevölkerte.

Beschränken wir uns auf eine methodische naturhistorische Betrachtung der Zeugungslehre, so können wir indeß vielleicht doch noch Anhaltspunkte zu neuen Fortschritten bekommen.

Digitized by Google

Ich rechne hierher vor Allem die Forschungen über die Erblichkeit der körperlichen Eigenthümlichkeiten von beiden Eltern auf die Kinder und deren weitere Nachkommenschaft. Diese Erfahrungen sind noch durchaus für die Physiologie der Zeugung nicht so benutzt, wie es wünschenswerth wäre. Die meisten hierher gehörigen Thatsachen sind außerordentlich zerstreut und bedürfen außerdem der strengsten kritischen Sichtung. Auch können in manchen Punkten nur sorgfältige statistische Zusammenstellungen, die genaue Ermittelung der numerischen Daten sichere Anhaltspunkte gewähren.

Die wichtigsten älteren Facta finden sich immer noch in den Schriften von Blumenbach, in der vortrefflichen Arbeit von Hofacker mit Beiträgen von Rotter, in Burdach's Physiologie zusammengestellt. In dem letzteren Werke vermißt man freilich häufig ungern eine scharfe Kritik der Thatsachen, welche nirgends die Sache des sonst verdienstvollen Verfassers war. Auch in Prichard's Naturgeschichte des Menschengeschlechtes und in meiner Naturgeschichte des Menschen sind mancherlei Thatsachen gesammelt, während die neuerdings bekannt gewordenen vielfach in der journalistischen Literatur zerstreut sind [1]).

Da Herr Professor Leuckart wahrscheinlich wegen der ohnedies schon so großen Ausdehnung des vorstehenden Artikels nicht näher auf diese Verhältnisse einging, so will ich einige der hauptsächlichen Gesichtspunkte, mit besonderer Rücksicht auf den Menschen, etwas näher ausführen.

Die Aufstellung sogenannter Gesetze in diesem Bereich wird übrigens unendlich erschwert durch den Mangel an kritischer Sorgfalt in den gewöhnlichen ärztlichen Erfahrungen, durch die Unvollkommenheit oder viel zu geringe Zahl der statistischen Zusammenstellungen u. s. w. Wenn wir übrigens überhaupt in der Physiologie von Gesetzen sprechen, so geschieht dies nur sehr euphemistisch; man darf an wahre physikalische Gesetze, wie das Gravitationsgesetz, dabei nicht denken.

Erste Frage:

Erben sich Eigenthümlichkeiten vom Vater und der Mutter und durch mehrere Generationen fort?

Hierüber kann nicht der geringste Zweifel sein, da Tausende von Thatsachen bei Menschen und Thieren vorliegen. Man ist bereits zu gewissen allgemeinen Resultaten gekommen, die sich in der Kürze in folgende Sätze zusammenfassen lassen, in so ferne man hierbei die am klarsten hervortretenden Thatsachen ins Auge faßt, welche sich aus der Vermischung verschiedener Menschen- und Thierrassen, dann nahe verwandter Thierarten (Species) in der Bastardzeugung ins Auge faßt.

1) Durchschnittlich halten die Abkömmlinge die Mitte zwischen beiden Eltern.

Als Beispiele der auffälligsten und bekanntesten Art dienen die Mischlinge von Negern und Weißen, die Mulatten, oder die von rothen Ameri-

[1]) Vgl. besonders Blumenbach, de generis humani varietate nativa. Ed. III. Gotting. 1795. — Hofacker, über die Eigenschaften, welche sich bei Menschen und Thieren von den Eltern auf die Nachkommen vererben, mit besonderer Rücksicht auf die Pferdezucht. Mit Beiträgen von Dr. Fr. Rotter, Tübingen 1828. — Andere Schriften mit vielversprechendem Titel, wie z. B. Wolstein, über das Verpaaren der Menschen und der Thiere. Altona 1815, enthalten bloß oberflächliches Raisonnement.

Digitized by Google

kanern und Weißen, Mestizen. Diese Uebertragungen körperlicher Eigenthümlichkeiten können auch bei der Anpaarung mit reinen Rassen durch fünf und sechs Generationen fortgepflanzt werden und verschwinden auch noch später kaum völlig.

Bei der Bastardzeugung der Thiere halten die Bastarde in der Regel in Größe, Farbe, Skelett, kurz in allen körperlichen Eigenthümlichkeiten bis ins Kleinste die Mitte zwischen beiden Eltern, wie dies z. B. bei den Verpaarungen vom Pferd und Esel, vom Pferd und Zebra, Pferd und Quagga, Löwe und Tiegerin ꝛc. bekannt ist [1]).

Dasselbe gilt bei den Vögeln und zwar ist dies am allerentschiedensten der Fall bei der ohne Zuthun des Menschen noch am häufigsten vorkommenden Bastardbildung zwischen Birkhahn und Auerhenne. Männchen und Weibchen des merkwürdigen Tetrao medius zeigen eine solche Mittelbildung in Größe, Bau, Färbung, daß man genau sagen kann, daß Vater und Mutter zu gleichen Hälften repräsentirt sind [2]). Im geringeren Grade gilt dies bei den Bastarden von Stubenvögeln, z. B. Stieglitz und Canarienvogel, wo die Bastarde mehr variiren.

2) In seltenen Fällen sollen Negerinnen den Europäern oder Europäerinnen den Negern nicht Mulatten, sondern reine Rassen gebären und dies soll selbst bei Zwillingen der Fall sein.

Hierher gehört der bekannte Fall von White, wo ein Kind einer Negerin vollkommen schwarz mit Wollhaar, das andere vollkommen weiß mit langem Haare geboren wurde. Bei vielen hierher bezogenen Fällen entsteht die Frage, ob dieselben eine strenge Kritik aushalten und nicht häufig einer anderen Deutung fähig sind. Die Erfahrungen in Bezug auf die Erzeugung und Fortpflanzung der Albinos lassen übrigens die Möglichkeit nicht bezweifeln. Jedoch sind es Fälle der allerseltensten Art.

3) Viel weniger häufig entstehen bei den Nachkommen nicht die gewöhnlichen Zwischenformen, nicht Mulattenbildung, sondern einzelne Theile sind verschieden gefärbt und gebildet.

So ist z. B. die obere Körperhälfte schwarz, die untere weiß, die Haare sind halbschwarz, die Kinder sind gefleckt. Auch hier sind die Thatsachen aus fremden Ländern nicht mit hinreichender Sicherheit und Genauigkeit berichtet.

Unter den gewöhnlichen Verhältnissen, bei unseren Ehen, gehören die Fälle gerade zu den häufigeren, wo die Kinder einem der beiden Eltern mehr nachschlagen, als daß sie reine Zwischenformen bilden. Man kann hier dreierlei Verhältnisse unterscheiden:

a) Farbe und körperliche Eigenthümlichkeiten beider Eltern mischen sich in den Kindern.

---

[1]) Vgl. die Abbildungen solcher Bastarde in Cuvier und Geoffroy's Hist. nat. des mammifères, in Schreber's Naturgeschichte der Säugethiere, fortgesetzt von A. Wagner.

[2]) Vgl. die schönen Abbildungen in Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, Bd. VI.

Digitized by Google

b) Es schlägt bald die Eigenthümlichkeit des Vaters, bald die der Mutter bei einzelnen Kindern in verschiedener Weise vor.

c) Es folgen alle Kinder mehr dem einen der zeugenden Eltern.

4) Bei der Verbindung eines Albinos oder Kakerlaken mit einem schwarzen oder einem gewöhnlichen weißen Individuum folgen die Kinder fast ohne Ausnahme einem der beiden Eltern.

Entweder giebt es in solchen Ehen bloß Schwarze oder bloß Albinos. Viel seltener giebt es gefleckte Neger, wo sich also die Eigenthümlichkeiten mischen. Jefferson hat Beispiele gesammelt, wo von Albino-Negerinnen einige Kinder derselben Ehe rein weiß, andere schwarz waren.

5) Die Tendenz zur Forterbung geht bis in die kleinsten Verhältnisse der Organisation über, ja ist hier oft am auffallendsten, häufigsten und beharrlichsten durch mehrere Generationen.

Die verhältnißmäßig häufigen Beispiele vom Forterben eines sechsten Fingers oft an beiden Händen und Zehen durch mehrere Generationen und zahlreiche Familienglieder geben hierfür einen Beleg. Diese Mißbildungen gehören bekanntlich zu den allerältesten, wie denn im 2ten Buche Samuelis Cap. 21, v. 30 von »einem langen Mann zu Gath« die Rede ist, der »6 Finger an seinen Händen und 6 Zehen an seinen Füßen, also 24 im Ganzen« hatte.

Sonst erben sich bekanntlich am leichtesten Pigmentbildungen, Eigenthümlichkeiten des Haarwuchses fort; vielleicht wird dies aber nur deshalb angenommen, weil diese Verhältnisse leicht äußerlich sichtbar sind und deshalb besonders beachtet werden, wie z. B. rothe Haare, frühes Grauwerden der Haare, Kahlköpfigkeit. Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß das Forterben anderer Eigenthümlichkeiten, die Prädisposition zu constitutionellen Krankheiten, wie Tuberkulose, Gicht, Bluterkrankheit, eben so häufig ist.

6) Es scheint auf sicheren Beobachtungen zu beruhen, daß Generationen in Bezug auf die Erblichkeit von physiologischen und pathologischen Eigenthümlichkeiten übersprungen werden können, die dann in späteren Generationen wieder auftreten.

Die bekannte Behauptung, daß Kinder oft einem ihrer Großeltern ähnlicher sehen, als einem der Eltern, ist der Ausdruck der täglichen Lebenserfahrung für die Wahrheit des Satzes. Bekannt ist, daß Albinoismus, Krankheitsanlagen u. s. w. oft in der zweiten Generation latent bleiben, in der dritten wieder auftreten.

7) Das Uebertragen einzelner Eigenthümlichkeiten scheint sich in fortgesetzten Zeugungen desselben Individuums öfters zu erschöpfen oder durch das Gegengewicht des anderen zeugenden Theils compensirt zu werden.

Hierher gehören die Fälle, wo z. B. die ersten Kinder einer zahlreichen Familie die rothen Haare des Vaters oder der Mutter erben, die folgenden nicht; oder die bekannten Fälle, wo die rothen Haare eines Vaters sich auf die Kinder der ersten, zuweilen auch auf die der zweiten, nicht aber auf die der dritten Gattin forterbten.

Digitized by Google

Zweite Frage.

Gilt dieses Forterben von körperlichen Eigenthümlichkeiten nur von angeborenen, innig mit der Constitution verwebten, im Gesammtorganismus wurzelnden Eigenthümlichkeiten oder auch von zufällig erworbenen Formveränderungen?

Hier ist die allgemeine Annahme, daß zufällige Verstümmelungen sich nicht forterben, weder von dem Vater, noch von der Mutter. Doch werden einige, wie es scheint, beglaubigte Beispiele erzählt, z. B. eines von Blumenbach, einen Officier betreffend, dessen kleiner Finger in der Jugend zerhauen und krumm geheilt war; alle seine Kinder brachten den kleinen Finger krummstehend auf die Welt.

Schon Hippokrates und Aristoteles sprechen von solchen Verstümmelungen z. B. an den Schwänzen von Pferden, Hunden und Katzen.

Gegen solche Angaben ist stets großes Mißtrauen zu hegen; um so mehr, als gewisse durch Jahrhunderte, ja Jahrtausende gehende Verstümmelungen, welche ganze Völker betreffen, wie das Durchbohren der Ohrläppchen, der Lippen, der Nasenscheidewand, das Ausziehen einzelner Schneidezähne, die Verunstaltung der Füße bei den Chinesinnen, der Schädel bei vielen amerikanischen Völkerstämmen, insbesondere aber die Beschneidung der Vorhaut, keine erblichen Fortpflanzungen zeigen. Die Behauptung, daß die Vorhaut bei Kindern solcher Völker, in denen die Beschneidung üblich ist, häufig schon bei der Geburt zu kurz sei, scheint mir nicht hinreichend beglaubigt.

Dritte Frage.

Haben Alter, Geschlecht oder andere ähnliche Bedingungen der zeugenden Individuen Einfluß auf die besondere Beschaffenheit der Nachkommenschaft?

Hierüber sind die Angaben noch sehr unsicher und schwankend, so daß sich wenig Sicheres sagen läßt.

Einige nicht unwichtige Thatsachen scheinen jedoch aus den bisherigen Beobachtungen abgeleitet werden zu können.

Einmal, was den Einfluß des Alters auf die Natur des Geschlechtes betrifft, wie schon von Leuckart näher erwähnt wurde. Hierüber haben wir zuverlässigere numerische Data, als in anderen Theilen der Generationslehre und man kann daraus mit größerer Sicherheit den Satz ableiten:

Wenn der Vater älter ist, als die Mutter, so werden mehr Knaben geboren und dies scheint um so mehr zuzunehmen, je älter der Vater im Verhältniß ist.

Aus diesem Erfahrungssatze läßt sich ein Grund für die statistische Thatsache anführen, daß in allen Ländern, von denen wir bisher genauere Zählungen haben, die Zahl der geborenen Knaben etwas größer ist; denn die Väter sind in der überwiegend größeren Zahl älter als die Mütter. Gewöhnlich nimmt man, wie Hufeland gethan, auf 20 Mädchen 21 Knaben an. Bei den Zählungen in Frankreich über $14^1/_2$ Millionen Geburten ergaben sich 106,38 Knaben auf 100 Mädchen.

Viel weniger constatirt scheint die Annahme, daß die vorwaltende physische Kraft und Stärke des zeugenden Individuums einen Einfluß auf das

Digitized by Google

Prädominiren der Knaben habe. Es kommt häufig vor, daß sehr kräftige Männer fast lauter Mädchen, schwächliche Väter viel mehr Knaben zeugen. Die Behauptungen von Wolstein, daß weibisch aussehende Männer mehr Mädchen erzeugen, daß Weiber mit männlichem Wesen mehr Knaben gebären, scheinen nicht stichhaltig zu sein.

Sicherer scheint es, daß körperliche Schwächlichkeit des einen elterlichen Theils durch Kraft und Gesundheit des anderen Theils entweder nicht oder nur im geringen Grade compensirt werden, so daß sich also leider Schwächlichkeit und Krankheitsanlagen leichter auf die Nachkommenschaft übertragen, als eine robuste Constitution.

Vierte Frage.

Hängen die Eigenthümlichkeiten der Nachkommenschaft, oder doch gewisse, mehr von dem Vater oder von der Mutter ab?

Diese Frage ist nach den vorliegenden Thatsachen nicht mit Sicherheit zu beantworten. Die Beobachtungen beim Menschen und die (noch zu sparsamen) Versuche bei Thieren, wo man, z. B. bei Pferden, Hengste und Stuten von möglichst verschiedener Farbe wählte, sprechen, eben so wie die obenerwähnten Erfahrungen bei den Bastarden, zu Gunsten der Ansicht, daß die Hälfte der Kinder oder Jungen dem Vater, eben so viele der Mutter im Durchschnitt nachschlagen.

Es ist ferner behauptet worden, daß die männlichen Individuen mehr der Mutter, die weiblichen mehr dem Vater ähneln; daß gewisse Eigenschaften, z. B. die Beschaffenheit der Farbe und der Haare, die Krankheitsanlagen sich leichter vom Vater forterben ꝛc. Was ich darüber gesammelt habe, läßt diese Annahme als unerwiesen erscheinen.

Fünfte Frage.

Ist es möglich, daß eine einmalige oder mehrmalige Befruchtung den weiblichen Geschlechtswerkzeugen resp. dem ganzen entsprechenden weiblichen Organismus eine gewisse specifische Impression zu ertheilen vermag?

Man hat behauptet, und einzelne Beobachtungen scheinen auch wirklich dafür zu sprechen, daß in Ehen, wo die Wittwe sich dann wieder verheirathete, diese mit einem zweiten Manne Kinder erzeugte, welche dem verstorbenen Manne auffallend ähnlich waren. Es sind Fälle bei Thieren beschrieben, welche dieser Annahme einiges Fundament geben.

Hierher gehört vor Allem der bekannte Fall von Morton, der sicher constatirt zu sein scheint und von äußerster Merkwürdigkeit ist. Ein Quaggahengst belegte eine Stute von $^7/_8$ arabischem Geblüt, die noch nie gefohlt hatte. Sie warf einen Bastard, der in Farbe und Gestalt seinen gemischten Ursprung verrieth. Später wurde die Stute noch zweimal von einem schönen schwarzen Araber belegt, in dessen Folge sie ein Hengstfüllen und ein Jahr darauf ein weibliches Füllen warf. Beide trugen noch in der Mähne und durch streifige Zeichnung auffallende Aehnlichkeit mit dem Quagga. Beide hatten den dunklen Rückenstreifen, sowie die Querstreifen am Vorderbeine und den Rücken des Schienbeins. Bei dem später geworfenen Stutenfüllen waren die Streifen sogar noch mehr entwickelt, als beim Hengstfüllen, indem sie den ganzen Hals und Rücken bedeckten. Der erste, mit dem Quaggahengste erzeugte Bastard besitzt zwar einige dem anderen fehlende

Digitized by Google

Quaggastreifen, nicht aber gerade die auffallendsten, am Vorderbein, wie sie die späteren mit dem Araberhengste gezeugten Füllen besitzen.

An demselben Orte [1]) wird ein zweites Beispiel von einer Sau erzählt, die von einem Eber wilder Zucht belegt worden war und gemischte Junge geworfen hatte. Später wurde sie von einem anderen Eber belegt, und mehrere Ferkeln trugen deutlich Andeutungen der Zeichnung des ersten Ebers an sich.

Sechste Frage.

Haben vorübergehende, mehr psychische oder vom Nervensystem ausgehende Impulse während des Zeugungsactes, welche eines oder beide Zeugende betreffen, einen Einfluß auf die Bildung der Frucht?

Es wird behauptet — und diese Ansicht ist schon im hohen Alterthum ausgesprochen worden — daß Kinder von Vätern in der Trunkenheit erzeugt, leicht von der Geburt an blödsinnig werden.

Es gab eigene Gesetze bei den Persern, bei den Spartanern, um in den Ehen dies zu hindern.

Auch heut zu Tage bei uns ist dies eine verbreitete Meinung und verschiedene Schriftsteller führen solche Fälle an.

Ich bin in diesen und ähnlichen Punkten der Zeugungslehre immer höchst skeptisch gewesen. Es schien mir unmöglich, daß der schon gebildete und im Nebenhoden und dem Anfange des vas deferens abgelagerte Samen noch im Körper durch Getränke oder Speisen oder gar durch Impressionen des Nervensystems innerhalb kurzer Zeitmomente verändert werden könne.

Einigermaßen hängt die Entscheidung von der bejahenden Beantwortung der Frage ab, ob momentane Einflüsse oder Affecte, wie Zorn und Schreck, überhaupt Secretionen in ihrer Zusammensetzung verändern können. Obwohl ich die zahlreich erzählten Fälle vom schädlichen Einfluß der Milch auf den Säugling nach Schreck, Zorn oder Aerger der Mütter und Ammen, von giftig wirkendem Speichel heftig gereizter Menschen oder Thiere in der Regel für Mährchen halte, so lassen sich solche Annahmen doch Angesichts der Erfahrungen der neuesten Zeit nicht unbedingt verwerfen. Vgl. Scherer, Artikel Milch in diesem Handwörterb. Bd. II. S. 470.

Auch die durch Ludwig's Experimente anscheinend erwiesenen directen Einflüsse der Nervenreizung auf die Speichelsecretion könnten zu Gunsten einer solchen Ansicht angeführt werden.

Indeß ist es doch schwer glaublich, daß momentane Erregungen im Nervensystem gerade auf die Zusammensetzung des Samens einen besonderen Einfluß ausüben werden, da dessen Secretion bei dem zur Entwickelung der Spermatozoen nothwendigen beträchtlichen Zeitraum und seiner langsamen Ausscheidung von solchen Einflüssen viel weniger abhängig ist als z. B. Speichel, Milch oder Thränen.

Auch erstreckt sich der Einfluß des Nervensystems auf die Secretionen doch unseres Wissens vorzüglich nur auf die contractilen Ausführungsgänge oder blasenartigen Anhänge der Absonderungsorgane und auf die Entleerung der hier abgelagerten Secrete, wie des Zusammenlaufens der Mundflüssigkeiten beim Anblick leckerer Speisen, des Gallenergusses beim Zorn, des

---

[1]) Aus den philos. transactions für 1821 in Meckel's deutschem Archiv für Physiol. Bd. VIII. S. 478.

Digitized by Google

Harnlassens beim Schreck, der Darmexcretion bei Angst, des Samenergusses bei wollüstigen Träumen; wogegen allerdings der Thränenerguß bei Schmerz oder Freude, vielleicht auch der Speichelerguß auf einer directeren Einwirkung des Gehirns durch die Nerven auf die Moleküle der absondernden Substanz der Thränen- und Speicheldrüsen zu wirken scheint.

Eher läßt sich annehmen, daß im Uebermaaße genossene alkoholhaltige Getränke oder andere Stoffe, so gut sie in der Milch oder im Harne, oder in der Lungenexhalation wieder erscheinen, so gut sie durch ihre Beimischung zum Blute die Energie der Ganglienzellen und Nervenprimitivfasern verändern können, so weit sie nicht zersetzt werden, auch aus den Capillaren des Hodens und Nebenhodens auf deren Inhalt einwirken können. Aber dies darf doch aus anderen Gründen nur sehr bedingt zugegeben werden.

Noch viel weniger aber wird es gestattet sein, daß man nach dem Stande der heutigen Physiologie die früher allgemein angenommene Lehre vom Versehen der Schwangeren irgend zugeben darf.

Es ist merkwürdig, daß dieser Lehre auch von neueren Schriftstellern noch das Wort geredet wird. Dies geschieht nicht bloß von Burdach, der in dieser Hinsicht leichtgläubig war, sondern auch von Baer, welcher einen seine eigene Schwester betreffenden Fall erzählt [1]), und ganz neuerdings von Budge [2]).

In Folge heftigen Schrecks kann Abortus entstehen; anhaltender Gram kann ein Gesammtleiden der Mutter zur Folge haben, welches Zerrüttung ihrer Constitution, schlechte Ernährung, Krankheiten des Fötus veranlassen kann. Aber ein specifischer Einfluß durch Eindrücke äußerer Gegenstände auf die Schwangeren darf nicht zugegeben werden, und niemals kann die Entstehung von Mißbildungen, von Muttermälern ꝛc. damit im Zusammenhang gebracht werden.

Wer im Sinne von Goethe's Wahlverwandtschaften — wo diese Ansicht mit der dem großen Menschenkenner eigenthümlichen Tiefe durchgeführt ist — einen Einfluß innerer Gedankenbildung im Momente des Beischlafs auf die physische und psychische Bildung der Frucht annehmen will, der wird vom physiologischen Standpunkte weder zu widerlegen sein, noch wird ihm seine Ansicht bestätigt werden können. Bis zu solcher Tiefe ist die Physiologie noch nicht vorgeschritten, und es steht zu bezweifeln, daß sie je dahin gelangen werde. Wenn ich mein subjectives Urtheil aussprechen soll, so muß ich jedoch gestehen, daß ich einen solchen Einfluß der bloßen Vorstellung im Momente des Zeugungsactes viel eher zu bezweifeln, als anzunehmen geneigt bin.

Es entsteht die Frage, ob die bisher erörterten Punkte, die Uebertragung von Eigenschaften der Eltern auf die Frucht, aus dem Kreise unmittelbarer schlichter Naturbeobachtung in das Gebiet der experimentellen Physiologie gezogen werden können. Dies ist allerdings bis auf einen gewissen Grad möglich. Aber immer werden einschlagende und Aussicht versprechende Versuche sehr großen Zeit- und Geldaufwand in Anspruch nehmen.

---

[1]) Burdach's Physiologie. 2te Aufl 1835. 2r Bd. S. 127.

[2]) Budge allgemeine Pathologie. S. 43.
Vergleiche außerdem über diese und andere Materien, von denen zum Theil weiter unten die Rede ist, z. B Superfötation, Schwangerschaftsdauer, die scharfsinnigen Bemerkungen von Bergmann in seiner Medicina forensis für Juristen und den die Anwendung der Physiologie auf die gerichtliche Medicin betreffenden Artikel im 3ten Bande dieses Wörterbuchs.

Digitized by Google

Versuche bei niederen Wirbelthieren, welche leichter auszuführen sind, geben nur unvollkommene Resultate. Ich stellte mir im Frühjahre 1851 die Aufgabe zu mannigfaltig variirten Versuchen über die Einwirkung des Spermas verschiedener nackter Amphibien auf ihre gegenseitigen Eier, insbesondere auf die des braunen und grünen Frosches. Ich suchte mir zu dem Endzwecke die entsprechenden einheimischen Arten von Rana, Bufo, Hyla, Bombinator, Salamandra, Triton in größerer Anzahl zu verschaffen. Ein Haupthinderniß zum Gelingen der Versuche besteht aber schon darinnen, daß diese Thiere in ungleichen Zeiten laichen und daß deshalb auch Sperma und Eier nicht bei allen gleichzeitig im Zustande vollkommener Reife zu haben sind. Nun kann man zwar in einigen Fällen das Laichen, resp. das Ablegen der Eier etwas retardiren. Dies geschieht bei uns z. B. mit den Fröschen in den Froschkästen, wo wir dann beide Geschlechter separiren. Weniger leicht gelingt dies mit den anderen nicht so gut aufzubewahrenden Amphibien. Außerdem hat es auch stets einige Schwierigkeit, den befruchteten Laich unter den günstigsten Bedingungen aufzubewahren und zur Entwickelung zu bringen.

So mußte ich mich denn beschränken, den Samen der beiden Froscharten, von Bufo cinereus und einigen Tritonarten auf die Eier von Rana temporaria, welche aus dem unteren Ende des Eileiters in voller Reife genommen waren, zu bringen. In den meisten Fällen erfolgten hierauf gar keine Effecte; die Eier verdarben. In einigen wenigen Fällen glaubte ich Andeutungen von Furchung z. B. auf die Einwirkung des Samens von Bufo wahrzunehmen. Aber dann starben die Eier doch ab. Da nun solche Spuren von unregelmäßiger Dotterfurchung auch spontan, unter Einfluß von Sonne und Wärme entstehen, so ist auf eine solche Beobachtung kein Werth zu legen.

Zu Versuchen mit Fischen ist die hiesige wasserleere Gegend sehr ungünstig. Um zu sehen, in wie weit die Art der Application des Samens, der Grad der Verdünnung und Vermischung desselben mit anderen Flüssigkeiten, das Alter, die Quantität ꝛc., etwa Einfluß auf die äußeren Körperformen der Brut haben könnte, dazu sind die Fische bei ihrer geringen Abweichung in der individuellen Bildung der Arten sehr wenig geeignet. Hätte ich mehrere größere Wasserbehälter im Freien zur Disposition, so würde ich Versuche an Karpfen anstellen und hierzu die gewöhnliche Race unseres Karpfen, Cyprinus carpio, zugleich mit dessen Varietät den Spiegelkarpfen wählen, um zu sehen, auf welche Weise sich die Eigenthümlichkeiten beider Racen verhielten, wenn Eier und Samen durch Kreuzung unter mannigfaltigen Modificationen zusammengebracht würden.

Weit größeres Interesse bieten die warmblütigen Wirbelthiere, insbesondere die Säugethiere dar. Die einschlägigen Versuche müßten aber sehr im Großen angestellt werden, und nur auf großen Gestüten oder Schafzüchtereien ließen sich dergleichen ausführen. Es würde aber auch eine sehr würdige Aufgabe z. B. der zoologischen Societät in London sein, dergleichen Versuche mit fremden und einheimischen Thieren in deren großer Menagerie anzustellen.

In Thierarzneischulen — mit denen am besten unsere physiologischen Institute in einen organischen Zusammenhang gebracht werden könnten — würde man wenigstens die schon von Spallanzani und Rossi mit Erfolg ausgeführten Versuche, brünstigen Hündinnen frisches und warmes Sperma mittelst einer Spritze in den Uterus zu bringen, in größerer Zahl ausführen können. Spallanzani und Rossi erhielten die zu erwartenden Erfolge:

Digitized by Google

die geworfenen Jungen glichen zum Theil der Mutter, zum Theil den männlichen Hunden, von denen der Same genommen worden war.

Würde ich solche Versuche an Hunden in großer Zahl — denn sonst würde wenig dabei herauskommen — anzustellen haben, so würde ich dieselben auf das mannigfaltigste variiren. Ich würde z. B. Samenquantitäten abwägen, dieselben mit Flüssigkeiten, z. B. Wasser, Eiweiß, Milch u. s. w., verdünnen, ich würde selbst deletäre Stoffe, wie Eiter, worinnen die Spermatozoen doch eine Zeit lang beweglich bleiben, beimischen und erwarten, ob Befruchtung stattfindet. Ich würde dann die Jungen groß ziehen, um zu erfahren, ob die Zumischung solcher Flüssigkeiten einen Einfluß auf ihre Constitution, auf bestimmte Krankheitsanlagen u. s. w. habe. Ich bezweifle übrigens, daß ich solche Versuche anstellen würde, auch wenn ich Gelegenheit hätte; denn bei Säugethieren haben sie immer etwas Unsauberes und Apprehensives, was bei den Amphibien und Fischen nicht der Fall ist.

Aus der Physiologie der Zeugungslehre können außerdem gewisse pathologische Zustände, die mit der Zeugungsthätigkeit im Zusammenhange stehen, Licht erhalten.

Hierher gehört z. B. die Frage, inwiefern häufige Entleerungen von Sperma nachtheilig auf die Gesundheit wirken.

Hier hört man zuweilen noch die Behauptung aufstellen, daß die häufigen Samenentleerungen vorzüglich als Säfteverluste so sehr schwächten. Man sagt, daß dieselben in die Kategorie der Blutverluste, der allzugroßen Milchverluste beim Säugen u. s. w. zu rechnen seien. Den Samen glaubt man als einen besonders edlen Saft ansehen zu müssen, daher sein Verlust noch eingreifender auf den Organismus wirke.

Indessen stammen diese Anschauungen offenbar noch aus der Zeit der mystischen und naturphilosophischen Physiologie.

Gewiß ist es, daß das eigentlich schädliche Moment bei den Samenverlusten die dabei vorkommende ungeheure Erregung der Centraltheile des Nervensystems, insbesondere des Rückenmarks ist. Von Säfteverlust kann bei der geringen Quantität der Entleerung wohl kaum die Rede sein.

Vor einigen Jahren hat Lallemand einiges Aufsehen gemacht mit seiner Schrift: »sur les pertes seminales involontaires«, aber, wie ich fürchte, viele Aerzte dadurch irre geführt. Die Behauptung, daß bei vielen nervenschwachen Männern die Ursache ihres Leidens auf einem unmerklichen und unbewußten Abgange von Samen mit dem Urin beruhe, halte ich für rein aus der Luft gegriffen. Lallemand hat übrigens hierfür selbst einen unrichtigen französischen Ausdruck gewählt. Er hätte nicht von pertes involontaires, wie sie häufig vorkommen, sondern von pertes insensibles sprechen müssen, welche freilich im stricten Sinne des Wortes nicht vorzukommen scheinen.

Eine andere hierher gehörige überaus wichtige Frage ist die von der Unfruchtbarkeit.

In der weitaus größeren Mehrzahl der unfruchtbaren Ehen scheint die Ursache in den Frauen, weit seltener in der männlichen Impotenz zu liegen.

In den meisten Fällen liegt aber der Grund der Unfruchtbarkeit der Frauen noch ganz im Dunklen.

Wenn unregelmäßige Menstruation, Krankheiten der Eierstöcke, Verschließung der Tuben, krankhafte Secretionen der Schleimhaut vorhanden sind, so sind dies Hindernisse der Fruchtbarkeit, welche uns hier weiter nicht angehen.

Aber es kommen unfruchtbare Ehen genug vor, wo die Frau gesund und

Digitized by Google

regelmäßig menstruirt ist, wo der Mann ebenfalls gesund ist und wo der Beischlaf in normaler Weise vollzogen wird.

Ja noch merkwürdiger, es sind entschiedene, wenn auch seltene Fälle beobachtet, wo solche Ehen getrennt wurden, sich beide Theile wieder verheiratheten und die entsprechenden neuen Ehen dann mit Kindern gesegnet waren.

Diese Fälle haben etwas Räthselhaftes. Sie können zum Theil darinnen ihren Grund haben, daß bei den beiden Ehegatten die Wollustgefühle und die denselben folgenden Reflexbewegungen, welche muthmaßlich auch beim Weibe nicht ohne Einfluß auf die Eröffnung des Muttermundes zum Behufe des Eintritts des Samens in den Uterus sind, nicht coincidiren. Hiergegen spricht freilich einigermaßen die entschiedene Erfahrung, daß Frauen auch ohne alle Wollustgefühle concipiren. Aber in der Regel mangeln doch gerade bei unfruchtbaren Frauen die Wollustgefühle oder wo letztere fehlen oder geringe sind, ist häufig auch die Fruchtbarkeit nicht groß.

Wie in dem voranstehenden Artikel bereits des Näheren angegeben ist, scheint es allerdings Perioden zu geben, wo das Weib leichter, andere, wo es gar nicht concipirt. Dies hängt mit der Lösung und Fortbewegung der Eier zusammen.

Daß die Zeit kurz nach vollendeter Reinigung im Allgemeinen die günstigste für die Conception ist, ist eine bekannte, schon früher durch die ärztliche Erfahrung begründete, durch die schönen Entdeckungen von Bischoff zuerst wissenschaftlich festgestellte Thatsache. Bei Ehen, welche mehrere Jahre nicht mit Kindern gesegnet waren, ist der ärztliche Rath, der Frau kurz nach vollendeter Reinigung beizuwohnen, öfters mit Erfolg benutzt worden. Catharina von Medicis, welche ihren Arzt Fernelius darüber befragte, wird als ein solches Beispiel angeführt.

Uebrigens schwanken höchst wahrscheinlich für einzelne Frauen und einzelne Perioden desselben Weibes die günstigsten Momente zur Conception innerhalb gewisser Grenzen, eben so, wie ja auch die Menstruation öfters bei sonst normaler Beschaffenheit um einige Tage früher eintritt oder retardirt [1]).

Wie enge die Grenzen sind, innerhalb welcher ein Beischlaf nicht fruchtbar sein wird und sein kann, weil das Sperma weder ein Ovulum auf dem Leitungswege antrifft, noch, im Falle der Samen bis zum Eierstock gelangt, hier ein reifes Ei nahe am Bersten des Follikels vorhanden ist, kann wohl allmälig sicher durch confidentielle ärztliche Erfahrung festgestellt werden. Ich habe mich bemüht, in einem freilich beschränkten Erfahrungskreis darüber Nachrichten zu sammeln. So viel habe ich mit Bestimmtheit erfahren, daß 14 ja 16 Tage nach vollendeter Reinigung, sowie einige Tage vor Eintritt derselben eine Befruchtung erfolgen kann. Ein in Italien wohnender deutscher Kaufmann wohnte seiner Frau zwei Tage vor Eintritt der Periode bei und dann lange nicht mehr. Die Frau ward schwanger. In einem mir bekannten Fall erfolgte ein Coitus 12 Tage nach Endigung oder 16 Tage nach Eintritt der Periode; dann hatte bis zur Geburt des Kindes kein Umgang zwischen beiden Ehegatten statt. Die Geburt eines völlig ausgetragenen Kindes erfolgte 262 Tage 5 Stunden nach stattgehabtem Beischlaf, also am 279sten Tage nach Eintritt der Reinigung.

---

[1]) Vgl. hierüber und daran sich anknüpfende Verhältnisse die wichtige Abhandlung von A. A. Berthold: Ueber das Gesetz der Schwangerschaftsdauer. Abhandlungen der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. 2ter Bd. 1845.

Digitized by Google

Wird man jemals dahin gelangen, die Bedingungen näher zu erforschen, von welchen das Geschlecht des Kindes abhängt, oder sollte es gar noch möglich sein, die Wahl des Geschlechts der Willkür zu unterwerfen?

Schon im höchsten Alterthum hatte man hierüber eigene Ansichten. Nach Hippokrates und Galen sollten die Knaben aus dem rechten, die Mädchen aus dem linken Hoden kommen, was schon Aristoteles mit dem ihm eigenthümlichen Scharfsinn widerlegte.

Später hat man einen ähnlichen Einfluß des rechten und linken Eierstocks behauptet. Haller stellte die Beispiele zusammen, wornach Monorchiden sowohl Knaben als Mädchen zeugten. Ebenso gebaren Weiber, wo der eine Eierstock krank war, Kinder von beiden Geschlechtern.

Jetzt bleibt nur die Annahme übrig, daß im Ovarium weibliche und männliche Eier sich nebeneinander befinden, in denen die Geschlechter als virtualiter präexistirend gedacht werden müssen. Aber auch diese Annahme muß verworfen werden, wenn es sicher ist, daß das relative Alter des zeugenden Vaters zu dem der Mutter einen Einfluß auf das Geschlecht der Kinder hat. S. oben S. 1010.

Was den zweiten Theil der oben aufgestellten Frage betrifft, so ist es zwar nicht wahrscheinlich, daß heut zu Tage ein zweiter »Johann Christoph Hencke, Organist bei der Kirche St. Martini in Hildesheim,« auftritt und wie 1786 ein Buch schreibt unter dem Titel: »Völlig entdecktes Geheimniß der Natur sowohl in der Erzeugung des Menschen als auch in der willkürlichen Wahl des Geschlechts der Kinder.« Aber Angesichts der guten Geschäfte, welche die Klopfgeister und die ärztliche Charlatanerie in den erleuchteten Vereinigten Staaten Nordamerikas machen, wäre es doch immer möglich, daß man in einem so populationsbedürftigen Staaten-Compler von neuem auf ähnliche lucrative Entdeckungen denke.

Solchen Möglichkeiten gegenüber wage ich a priori den Ausspruch, daß die Bestimmung des Geschlechts der Kinder den Eltern in die Hand gegeben, aller providentiellen Weltregierung, zu welcher wir uns entschieden bekennen wollen, widersprechen würde. Ist es den Menschen gestattet, vermöge der ihnen innerhalb gewisser Grenzen verliehenen freien Selbstbestimmung, die moralische Weltordnung so vielfach zu stören und zu erschüttern, was sollte erst daraus werden, wenn es in das Belieben der Leute gestellt würde, sich das Geschlecht ihrer Kinder im Voraus auszuwählen und dadurch die Streitigkeiten um das Salische Gesetz zur allgemeinen Tagesordnung zu machen?

Noch mögen hier einige kurze Bemerkungen über das Verhältniß der Physiologie der Zeugung zur systematischen Naturgeschichte der Pflanzen, der Thiere und des Menschen stehen.

In unseren stets künstlichen Systemen — (Goethe sagt so richtig »natürliches System, ein widersprechender Ausdruck«) — giebt es eigentlich nur eine unzweifelhafte von der Natur selbst begründete Abtheilung. Dies ist die Abtheilung in Arten, Species.

Zu einer Species gehören alle diejenigen Thiere (und Pflanzen), welche sich fruchtbar vermischen und deren Nachkommen ebenfalls wieder unter einander fruchtbar sind. Die Zeugung ist ein auf die historische Existenz der

Digitized by Google

einmal erschaffenen Arten gerichteter Vorgang. An die Entstehung neuer Arten durch Vermischung verschiedener kann nicht mehr gedacht werden. Die desfallsigen Annahmen auch sorgfältiger Forscher, wie z. B. Lamarck's, sind gänzlich unhaltbar.

Nahe verwandte Arten können sich wohl, insbesondere unter künstlichen Einflüssen, fruchtbar begatten. Aber die daraus hervorgehenden Bastarde sind in der Regel steril, oder können höchstens sich in sehr seltenen Fällen durch Anpaarung mit den ursprünglichen Stammthieren, niemals unter einander fortpflanzen und gehen so allmälig aus, indem sie in die Stammform zurückschlagen. Nach den bisher sicher beglaubigten Beispielen sind es wahrscheinlich immer nur weibliche Bastarde gewesen, kaum je männliche, welche sich in höchst seltenen Fällen fruchtbar erwiesen, d. h. durch Anpaarung mit einem männlichen Thiere eines der beiden Stammarten trächtig wurden [1].

Alle Thiere, welche sich unter einander dauernd fruchtbar vermischen, müssen wir zu einer Art rechnen, auch wenn sie äußerlich kleine Abweichungen im Baue, in der Farbe u. s. w. zeigen. Daher sind sicher Ziege und Schaf, wahrscheinlich beide Kameele, entschieden die Raben- und Nebelkrähe (Corvus corone und cornix) nur Varietäten einer Art [2].

Da alle Menschen auf der Erde eine fruchtbare Nachkommenschaft erzeugen, bilden sie nur eine einzige Art, Species. Diese Ansicht gründet sich auf die strengste Consequenz der Thatsachen der Zeugungslehre.

Nach dem Beispiele von Flourens [3] könnte man dann weiter diejenigen Thiere, die sich vermischen können und Bastarde erzeugen, welche aber wieder steril sind, als Arten (species) einer Gattung (genus) betrachten und es wäre dann für diese systematische Abtheilung ebenfalls eine physiologische Grundlage gewonnen. Es handelt sich hier natürlich nur um ein Princip; die praktische Durchführung in der Naturgeschichte ist unmöglich.

Meine Ansichten über diesen Gegenstand habe ich im Anhange zu der Uebersetzung von Prichard's Naturgeschichte des Menschengeschlechts Bd. I. bereits vor 12 Jahren ausführlich erörtert, worauf ich verweisen muß. Alles, was ich seitdem in diesem Gebiete weiter erfahren habe, hat diese Ansichten nur befestigt und die wenigen Einwürfe, welche dieselben erfahren haben, konnten mich nicht im mindesten bestimmen, dieselben aufzugeben.

---

[1]) Vgl. meinen Aufsatz in den: Nachrichten der G. A. Universität und der königl. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. 1848. Nr. 13. 4. Dec.

[2]) Vgl. hierüber besonders auch die wichtigen kritischen Zusammenstellungen von Andreas Wagner in Schreber's Naturgeschichte der Säugethiere. Bd. V u. VI.

[3]) »La génération donne donc ainsi les espèces par la fécondité perpetuée, les genres par la fécondité bornée et les genres divers, les ordres par la non-fécondité.« Ann. des sciences naturelles 1838. Tom. IX. p. 302.

R. Wagner.

Digitized by Google

Nachtrag zum Nachtrag

des Artikels

„Zeugung“ *)

vom

Herausgeber.

Nach dem bereits vollendeten Druck des Artikels Zeugung und des Nachtrags dazu sind zwei wichtige Abhandlungen erschienen, welche eine besondere Erwähnung verdienen, da sie die Zeugungslehre in ein neues Stadium zu bringen geeignet sind.

Im Eingang des Nachtrags habe ich bemerkt, daß wir »mit der sinnlichen Beobachtung der morphologischen Phänomene fast bis an die letzten möglichen Grenzen vorgedrungen sind.«

Aber gerade die Kenntniß dieser letzten Momente, welche die allerwichtigsten sind, fehlt uns. Es sind dies die endlichen Schicksale der Spermatozoen, sowie des Keimbläschens und der Keimflecke, worüber wir bis jetzt nur auf Hypothesen reducirt sind.

Was nun die Spermatozoen betrifft, so schien es in den letzten Zeiten, als wenn alle Annahmen, daß dieselben in das Innere des Eies drängen, zu verwerfen seien. Mit dem bloßen einfachen Contact der Oberfläche des Eies sollte die Rolle der Samenfaden vorüber sein.

Nun hat seitdem Newport seine höchst wichtigen Untersuchungen fortgesetzt. Ich kenne diesen zweiten Theil der Abhandlung nur aus den Mittheilungen im Auszuge **). Newport fand, daß bei den Fröschen immer ein oder einige Samenfäden, an der Stelle, wo man mit der Spitze einer Nadel die Samenflüssigkeit anbringt, sich in die Dottermembran einsenken. Wo die Samenfäden nicht bis zur Dotterhaut vordringen, bleiben die Eier im Allgemeinen unbefruchtet. Bei der natürlichen Begattung zwischen Männchen und Weibchen sah Newport schon eine Minute nachher die Spermatozoen sich in die Dotterhaut einbohren. Immer geht der dickere Theil des Spermatozoons voran in centripetaler Richtung gegen die Dotterhaut. Bei künstlicher Befruchtung dringt aber stets ein Theil der Sa-

---

*) Die verzögerte Ausgabe der Schlußlieferung gestattet noch die Hinweisung auf einige neuere Arbeiten, die sich auf den letzten Artikel beziehen.

**) L'Institut Nro. 1008. 27. avril 1853.

Digitized by

menfäden schon nach einigen Secunden bis zur Dotterhaut ein, während ein anderer Theil — der aber nicht befruchtet — bloß an der Oberfläche hängen bleibt. Narkotisirt man die Spermatozoen mit Dämpfen von Chloroform, während 8 bis 10 Minuten, so befruchten sie nicht, treten auch nicht ein. Es ist also — so schließt Newport weiter — das Eindringen nicht das Resultat der Endosmose, sondern das Resultat einer besonderen Kraft in dem Samenfaden. Auch der Ort, welcher für die künstliche Befruchtung gewählt wird, ist gar nicht gleichgültig. Stellte Newport das Ei vertical, mit dem Centrum der weißen Seite des Dotters nach oben, applicirte er die Samenflüssigkeit mit einer Nadelspitze hier und verhinderte er das Abfließen des Samens, so wurde das Ei nur selten befruchtet. Wurde dagegen der Same in den Mittelpunkt der schwarzen Dotteroberfläche applicirt, so erfolgte die Befruchtung sicher *).

Schon diese Angaben Newport's deuten auf besondere, bisher unbekannte innigere Verhältnisse der Samenfäden zum Ei. Soeben hat nun Dr. F. Keber, Kreisphysikus in Insterburg, eine Reihe höchst eigenthümlicher Untersuchungen publicirt, deren Bestätigung von vollkommen sachkundigen und geübten Beobachtern freilich erst abgewartet werden muß, um so mehr als in der höchst fleißigen und schätzbaren Schrift Einzelnes vorkommt, welches mit unseren gegenwärtigen feststehenden Kenntnissen in der Histologie und Zootomie nicht wohl vereinbar ist; ich erinnere hier nur z. B. an das, was der Verfasser über das Hühnerei sagt.

Keber schreibt nämlich der S. 801 von Leuckart beschriebenen merkwürdigen Bildung der Eierstockeier der Unionen und Anodonten, dem offenen und trichterförmigen Stiel der Dotterkugel, eine besondere Function zu. Leuckart spricht schon die Möglichkeit aus, »daß diese sonderbare Bildung auf den Befruchtungsproceß Beziehung habe.« Keber nennt nun diese Bildung geradezu »Mikropyle,« läßt die Spermatozoen hier eintreten und in das Innere des Dotters gelangen, worauf die Oeffnung der Mikropyle sich verengert oder obliterirt. Das endliche Schicksal des Spermatozoons ist nach Keber folgendes:

»Das auf die beschriebene Art in den Dottersack gelangte Spermatozoid senkt sich allmälig tiefer in denselben hinab, wobei es anschwillt und sich abrundet; nach einiger Zeit bildet sich in ihm der Kern aus, während seine Umhüllungshaut sich verdünnt und später fast ganz verschwindet. Der Kern des Spermatozoids zerfällt später in viele kleine unregelmäßige Partikeln, welche anfangs noch nahe bei einander liegen, dann aber sich im Dotter vertheilen, so daß mithin dadurch der Dotter schon vor Auflösung des Keimbläschens mit den Bestandtheilen des väterlichen Organismus imprägnirt ist.«

Ich verweise im Uebrigen auf die jedenfalls sehr interessante Schrift, die nicht verfehlen wird zu neuen Beobachtungen anzuregen **).

Die ganze Sache gewinnt an Bedeutung durch Anordnungen an den Eiern anderer Thiere, welche den soeben beschriebenen bei den Maler- und Teichmuscheln ganz analog sind. So beschreibt Johannes Müller je-

---

*) Von dem Baue des Froscheies bis nahe zur Reife gab ich bereits eine mit Figuren erläuterte Darstellung vor 16 Jahren in meinen »Beiträgen zur Geschichte der Zeugung« in den Abhandlungen der mathematisch-physikal. Classe der Münchener Akademie. Bd. II. 1837, welche Newport nicht gekannt zu haben scheint.

**) Ueber den Eintritt der Samenzellen in das Ei. Ein Beitrag zur Physiologie der Zeugung von F. Keber. Mit 81 Figuren. Königsberg. 1853. 4to.

Digitized by Google

nen trichterförmigen Canal als eine den Holothurieneiern ganz allgemein zukommende Bildung *) und Müller sagt ausdrücklich: »Es liegt der Vergleich mit der Mikropyle des Pflanzeneies so nahe, daß er nicht unerwähnt bleiben kann.«

Diese Beobachtungen werden sich bald vervielfältigen, und ohne Zweifel wird diese Anordnung eine viel allgemeinere sein, als man bisher vermuthete. Der Einwand, daß man bei so vielen anderen Eiern, namentlich dem der Säugethiere, bisher nichts Aehnliches gesehen, ist nicht stichhaltig. Denn bekanntlich pflegt man viele oft höchst luculente und weit verbreitete Bildungen lange ganz zu übersehen. Dies ist z. B. der Fall mit dem Keimfleck gewesen. Ich habe mich so viel mit dem Bau der primitiven Eier beschäftigt und dennoch ist mir jene an die Mikropyle erinnernde Bildung bei den Muscheln (die ich nun deutlich sehe) ganz entgangen. Hierzu kommt, daß diese Mikropyle eine transitorische Anordnung zu sein scheint, so daß sie vielleicht bei sehr vielen Eiern anderer Thiere vorhanden ist, aber nur ganz kurze Zeit besteht.

Hier ist eine höchst ergiebige Quelle für neue Forschungen, wodurch das Dunkel der Zeugungslehre noch vielfältig aufgeklärt werden kann.

Es ist klar, daß manche bisher ungläubig verworfene Behauptungen, wie die Barry's, über das Eindringen des Samenfadens in das Ei, eine neue Beachtung verdienen, auch wenn sie sich nicht in ihrem ganzen Umfange bestätigen sollten.

Ich muß mich entschieden dahin aussprechen, daß die Vorstellung: ein oder mehrere Samenfäden dringen ins Ei, lösen sich daselbst in Moleküle auf und diese zerstreuen sich finaliter in die Zellen des Keims, für mich in Bezug auf den theoretischen Theil der Zeugungslehre etwas viel Befriedigenderes hat, als die Beschränkung der Spermatozoen auf eine bloße Contactwirkung.

Eben so hat die jetzt mehr und mehr sich geltend machende Vorstellung, daß Keimbläschen und Keimflecke einen bloß architektonischen Werth für den Aufbau des Eies haben, für mich stets etwas Unbefriedigendes gehabt. Ich komme vielmehr auf die erste Anschauung Purkinje's zurück, wornach der Inhalt des Keimbläschens in die Keimsubstanz ausgegossen und dadurch eine Art weiblicher Befruchtungsact ausgeübt wird.

Es ist ferner sicher: die Substanz des Inhalts des Keimbläschens bleibt der Dotterkugel unverloren. Der weibliche Organismus giebt etwas durchaus Stoffliches zum künftigen Embryo her. Warum sollte man daraus nicht die Uebertragung der Eigenthümlichkeiten der Mutter auf die Frucht ableiten, die ja auch in allen den Fällen besteht, wo eine spätere Gefäßverbindung zwischen Mutter und Frucht fehlt?

Ist nun für die Uebertragung der weiblichen Eigenthümlichkeiten auf den künftigen Embryo etwas Stoffliches durchaus nöthig, warum sollte nicht das Gleiche in Bezug auf die Uebertragung der Eigenthümlichkeiten vom Vater auf den Embryo, durch wirkliche Aufnahme von Samenelementen in

*) Ueber die Larven und Metamorphose der Echinodermen. Vierte Abhandlung. Berlin 1852. S. 41. Tab. IX. Es mag hier erlaubt sein, auf eine Abbildung in den Icones zootomicae Tab. XXXII. Fig. XII. zu verweisen, wo am Holothurien-Ei (nach den gemeinsamen Beobachtungen von Valentin und mir in Nizza im Jahre 1839) offenbar die Mikropyle schon gesehen aber nicht weiter gewürdigt worden war.

Digitized by Google

das Ei, a priori gefolgert werden. Hier, wenn irgendwo, gilt der Lehrsatz von den gleichen Ursachen.

Ich gestehe, dies ist für mich ein Postulat des Verstandes, welches sich gegen die neueren bloßen Contactbehauptungen mächtig sträubt.

Man sieht, wir sind hier an einen Punkt gekommen, der durch die unmittelbare Beobachtung noch beträchtlich aufgehellt werden kann. Die Lehre von der Pflanzenzeugung steht an einem ähnlichen noch aufzuhellenden Moment. Auf der einen Seite Schleiden durch Schacht neuerlichst verstärkt; auf der anderen Mohl durch Hoffmeister unterstützt. Die Betrachtung der Zeugungsphänomene von meinem Standpunkt aus nöthigt mich unbedingt zu der Ueberzeugung, daß die Ansicht der letztgenannten Männer (oder eine Mischung beider Ansichten) werde den endlichen Sieg davon tragen.

Schließlich will ich noch in Bezug auf die Uebertragung körperlicher Eigenthümlichkeiten auf spätere Generationen, insbesondere in Bezug auf die merkwürdige, Seite 1011 berührte Frage, wornach ein früherer Befruchtungsact noch Einflüsse auf spätere Empfängnisse haben kann, auf das reichhaltige Material und die allgemeinen Betrachtungen aufmerksam machen, welche Heusinger in seinen Recherches de pathologie compakée gegeben hat. Ueber das Pathologische der Zeugungslehre siehe die interessanten Betrachtungen von Henle im Schlußhefte seiner rationellen Pathologie.

R. Wagner.

Digitized by Google

Schlußwort.

In demselben Monat, in welchem ich diese Zeilen nach glücklicher Beendigung des Handwörterbuchs schreibe, sind gerade elf Jahre verflossen, seit ich mit der ersten Lieferung den Prospectus des Unternehmens in die Welt sandte.

Damals waren bereits die meisten übernommenen Gegenstände bezeichnet und die Verfasser namhaft gemacht worden, welche sich bereit erklärt hatten, die von ihnen übernommenen Artikel binnen zwei Jahren einzuliefern. In Hoffnung auf die Erfüllung der gegebenen Zusage hatten Herausgeber und Verleger angekündigt: »Sämmtliche Lieferungen würden binnen zwei Jahren in den Händen des Publicums sein.«

Die Erfahrung hat diese Hoffnung zu nichte gemacht. Es würde dies auch der Fall gewesen sein, wenn der Herausgeber nicht vielfach Gesundheitsstörungen erfahren hätte, welche ihn wiederholt nöthigten, einzelne Artikel, welche er zu bearbeiten angefangen hatte, Anderen zu überlassen. Dankbar muß ich erwähnen, daß während meiner fast zweijährigen Abwesenheit und des Aufenthalts in Italien Herr Professor Vogel in Gießen die Güte hatte, die Redaction zu übernehmen.

Mehrere Artikel mußten leider ganz wegbleiben, da weder Diejenigen, welche sie ursprünglich übernommen hatten, ihr Versprechen gelöst haben, noch zuweilen Zweite und Dritte, welche dafür eingetreten waren. So ist es z. B. mit dem Artikel »Thierische Zelle« gegangen, welcher viermal übernommen und zuletzt doch nicht mehr an den Mann zu bringen war.

Trotz dieser mehrfachen nicht angenehmen Erfahrungen glaube ich doch mit einigem Stolze auf das Unternehmen zurückblicken zu können, als zu einem auch im Auslande hochgeachteten Nationalwerke, einem Album, dessen Blätter von vielen ausgezeichneten Physiologen Deutschlands beschrieben worden sind. Ich kann dies um so mehr aussprechen, als meine Thätigkeit dabei nicht viel anders war, als die des Geschäftsführers eines großen auf Actien gegründeten Unternehmens, welcher sich bemüht, angesehene Capitalisten zur Theilnahme zu bewegen. Einige Mühe und Umsicht und einiges Glück gehören aber auch zu einem bloßen Geschäftsführer.

Im Ganzen muß der Herausgeber entschieden der Ueberzeugung sein, daß die ursprüngliche Idee, die Physiologie in einer Anzahl Monographieen von verschiedenen Verfassern und nicht in vielen kleinen Artikeln zersplittert, wie in den gewöhnlichen Handwörterbüchern, dem Publikum darzubieten,

Digitized by Google

sich im Verlaufe immer mehr bewährt hat. Der Gefahr, dadurch das Auffinden der Einzelheiten zu erschweren, ist durch die angehängte Generalübersicht des Inhalts zu begegnen versucht worden. Bei genauerer Prüfung hat man diese Einrichtung einem Register vorgezogen. Der General-Index zu Todd's Cyclopaedia of anatomy and physiology hat dabei zum Muster gedient.

Mehrfältig ist mir der Wunsch ausgesprochen worden, dem Schlusse des Werkes Supplementhefte folgen zu lassen, für neue Artikel sowohl als für erneuete Bearbeitung bereits veralteter Artikel. Ich werde hierzu bereit sein, für den Fall, daß mir aufmunternde Stimmen und Zusagen der Mitwirkung in genügender Zahl zukommen und sobald es mir Zeit und Befinden gestatten, den Arbeiten über die Nervenphysiologie, mit denen ich mich seit mehreren Jahren angelegentlich beschäftige, einen vorläufigen Abschluß und eine systematische Form zu geben.

Göttingen im März 1853.

R. Wagner.

Digitized by Google

General-Uebersicht

des

Inhalts der vier Bände des Handwörterbuchs *).

Erster Band.

Seite

Leben und Lebenskraft IX

Absonderung 1

Begriff 1
Verhältnisse der absondernden Oberflächen 3
Conglomerirte Drüsen 7
Berechnung des Flächenraumes der absondernden Oberfläche 8
Feinerer Bau der Drüsen 11
Verhältniß zu den Blutgefäßen 13
Frage nach der Prä-Existenz der Secretionsstoffe im Blute 15
Mechanik der Secretion 18
Einfluß der Nerven 21

Atrophie 27

Auffaugung 35

Erscheinungen der Resorption 35
Unterschied der Venen- und Lymph-Resorption 44
Apparat der Auffaugung 49
Gesetze, nach denen die Resorption erfolgt 51
Ueber Endosmose und Exosmose 54
Imbibition als Ursache der Resorption 63
Modificationen der Auffaugung 69

Blut 75

A. Aeußere Eigenschaft des Blutes vor dem Gerinnen.
Farbe des Blutes 76
Wärme des Blutes 79
Geruch des Blutes 80
Consistenz des Blutes 81
Elektricität des Blutes 83
Menge des Blutes 84

B. Die Bestandtheile des Blutes bei der mikroskopischen und chemischen Analyse.
1) Das Blut vor dem Gerinnen.
Blutkörperchen 86
Lymphkörperchen im Blute 99

*) In der nachfolgenden Uebersicht hat man versucht, auch bei solchen Artikeln, deren Darstellung ohne untergeordnete Ueberschriften und Abtheilungen fortläuft, den Inhalt genauer zu detailliren. Indeß ging dieser Versuch nicht bei allen Artikeln an.

Digitized by Google

Seite

Blutflüssigkeit 101
Blutdunst 102
2) Gerinnung des Blutes 102
Bildung der Faserhaut 121
3) Das Blut nach dem Gerinnen 123
Blutwasser 125
C. Die chemischen Bestandtheile des Blutes 129
I. Wasser 131
II. Aufgeschwämmte Bestandtheile.
Cruor 133
1) Globulin 136
2) Hämatin 137
3) Faserstoff, Fett und Salze 140
III. Aufgelöste Bestandtheile.
a) Organische Stoffe.
1) Proteinverbindungen.
α) Faserstoff 141
β) Eiweiß und Käsestoff 145
Unterschied des Faserstoffs vom Eiweiß 147
Zustand des Eiweißes im Blute 155
Zustand des Faserstoffs im Blute 157
Extractivstoffe (nebst Speichelstoff und Harnstoff) . 161
2) Fett 163
3) Gelber Farbestoff (Gallenpigment) 164
b) Unorganische Stoffe (Salze).
1) Die alkalinischen Salze 165
2) Die erdigen Salze 167
D. Eigenschaften der verschiedenen Blutarten.
1) Unterschied zwischen dem arteriellen und venösen Blute . . . 168
Luftgehalt des Blutes überhaupt und Verschiedenheit desselben zwischen den beiden Blutarten 173
Ursache der Farbenverschiedenheit beider Blutarten . 181
2) Eigenschaften des Pfortaderblutes 190
E. Entstehung des Blutes 192
F. Beziehungen des Blutes zu den Functionen des Körpers 205
Nachtrag zum Artikel Blut 219

Chylus 221

Menge des Chylus 222
Aeußeres Ansehen 223
Gerinnung 224
Mikroskopische Bestandtheile 225
Größe der Chyluskörperchen 227
Verhalten der Chyluskörperchen gegen Reagentien 228
Farbe des Chylus 229
Chemische Bestandtheile 231
Einfluß der Nahrung 237
Entstehung der Chyluskörperchen und der Chylusbestandtheile 242

Elektricität der Thiere 251

I. Elektricität der Zitterfische 251
Zitterrochen 252
Zitteraal 266
Zitterwels 273
Theorien über die Wirkungsweise der elektrischen Organe . . 274
II. Die bei den übrigen Thieren und dem Menschen bei Gelegenheit der verschiedenen functionellen Verhältnisse ihres Körpers zum Vorschein kommenden elektrischen Strömungen 279
1) Contactelektrische Strömungen 283
2) Thermoelektrische Strömungen 295
3) Vitalelektrische Ströme 296
a) Organoelektrische Strömungen im lebenden Körper . 297

Digitized by Google

Seite

b) Neuroelektrische Strömungen 299
α) Neuromuskularströmungen 299
β) Reine neuroelektrische Strömungen 304
Wichtigste Literatur 309

Entzündung und ihre Ausgänge 311

Einzelne Momente des Entzündungsprocesses 312
1) Verengerung der Capillargefäße mit beschleunigter Fortbewegung des Blutes 313
2) Erweiterung der Haargefäße 313
3) Stockung des Blutes, Stase 315
4) Austritt von Blutplasma 316
Nähere Betrachtung der Erscheinungen bei der Congestion 319
Vermehrte Röthe, Wärme und Geschwulst 324
Exsudation 332
Schmerz 333
Zertheilung der Entzündung 338
Absterben des entzündeten Theiles, Brand 340
Weiterentwickelung des entzündlichen Exsudats . . . 341
Ausgänge der Entzündung 343
in Resolution 344
Umwandlung des Exsudats in Eiter 346
metastatische Abscesse 347
Uebergang des Exsudats in Organisation . . . 349
Verschiedenheit der Entzündung nach der Oertlichkeit des Vorkommens 358
Entzündungen flächenartig ausgebreiteter Organe 358
Entzündungen massiger Theile 359
Verschiedenheit der Entzündungen nach den Ursachen 360
Ein Blick auf die Therapie der Entzündung 361
Blutentziehungen 363
Wirkung der künstlichen Kälte und Wärme . . 364
Wirkungsweise innerer antiphlogistischer Heilmittel 365

Ernährung 367

1) Gestaltverhältnisse der Ernährungserscheinungen 370
2) Mengenverhältnisse der Ernährungserscheinungen 379

Fieber 471

Flimmerbewegung 485

Verbreitung in dem Thierreiche 486
Mensch und Wirbelthiere 487
Wirbellose Thiere 491
Verbreitung der Flimmerbewegung nach den Organen 495
Bau der Flimmerorgane 496
Typus der Bewegung 502
Einflüsse auf die Bewegung 507
Muthmaßliche Zwecke der Flimmerbewegung 513
Wichtigste Literatur 515

Galle 516

Galvanismus (in seiner Anwendung auf den thierischen Körper) 527

I. Contactelektrische Strömungen 536
II. Magnetelektrische Strömungen 555
III. Thermoelektrische Strömungen 556
IV. Chemischelektrische Wirkungen 557
Gebrauch der Elektricität zur Belebung des Scheintodes 559
Anwendung der Elektricität in paralytischen Nervenkrankheiten u. s. w. . 559

Digitized by Google

Seite

Gehirn 563

I. Anatomisches.
A. Entwickelung des Gehirns 563
B. Vergleichende Anatomie 566
C. Allgemeine Anatomie 569
II. Das Gehirn als Seelenorgan.
A. Beweise dafür 572
B. Von den Bewegungen enthirnter Thiere, welche zweifelhaft machen können, ob das Gehirn der ausschließliche Sitz der Seele sei . 574
C. Das Gehirn der niederen Thiere ist nicht ausschließliches Seelenorgan 576
D. Das Gehirn ist der Sitz der Leidenschaften und Affecte . . . 577
III. Untersuchung der Functionen einzelner Hirntheile.
A. Functionen des großen Gehirns 579
B. Kleines Gehirn 581
C. Verlängertes Mark 581
D. Phrenologie 583
IV. Das Gehirn als Organ der Empfindung.
A. Von der Sensibilität des Gehirns 587
V. Das Gehirn als Organ willkürlicher Bewegungen.
A. Gesetzliches Verhältniß zwischen den Hirntheilen und den von ihnen abhängigen Muskeln 588
B. Von den Lähmungen nach Zerstörung gewisser Hirntheile . . 589
C. Abhängigkeit der Coordination der Bewegung von bestimmten Hirntheilen 590
D. Einfluß des Gehirns auf die unwillkürlichen Bewegungen . . 591
E. Von den zwangsmäßigen Bewegungen nach Hirnverletzung . . 592
VI. Ueber das Verhältniß des Gehirns zur Seele 594

Geschlechtseigenthümlichkeiten 597

1) In der Statur 603
2) Nach der Textur 605
3) In der Stärke 606
4) In Bezug auf Entwickelung und Lebensdauer 607
5) Hinsichtlich der einzelnen Functionen 609
Literatur 616

Gewebe des menschlichen und thierischen Körpers 617

I. Allgemeine Betrachtungen 618
II. Specielle Darstellung der einzelnen Gewebe 635
1) Elementartheile mit Formen der unorganisirten Körper.
a) Krystalle 635
b) Schalige krystallinische Elemente 638
c) Unbestimmte Massen 641
2) Fett 641
3) Pigmente 644
4) Horngewebe 650
a) Epithelien 653
α) Flimmerepithelien 654
β) Nicht flimmerndes Epithelium 655
αα) Pflasterepithelium 656
ββ) Cylinderepithelium 658
b) Compactere Hornbildungen.
Anhang Gewebe der Krystalllinse 663
5) Umhüllungs-Gewebe 666
6) Elastisches Gewebe 667
7) Fadencylindergewebe 669
a) Zellgewebe oder Bindegewebe 670
b) Sehnengewebe 673
c) Bandgewebe 673
8) Gefäßgewebe 674

Digitized by Google

Seite

a) Blutgefäße 675
b) Lymphgefäße 683
9) Nervengewebe 686
a) Peripherisches Nervensystem 687
b) Centrales Nervensystem 695
Anhang: Nervöse Apparate der Sinnesorgane 704
10) Muskelgewebe 709
a) Zusammengesetzte oder quergestreifte Muskelfasern . . . 709
b) Einfache (sogenannte platte oder organische) Muskelfasern 718
c) Muskulöse Fasern 719
11) Knorpel- und Knochengewebe 720
12) Zahngewebe 727
13) Drüsengewebe 732
a) Conglomerirte Drüsen 732
b) Blutgefäßdrüsen 745
III. Darstellungen aus der speciellen Gewebelehre des menschlichen Körpers.
1) Allgemeine Bemerkungen über das Nervensystem, das Gefäßsystem und die Bewegungsorgane 747
2) Sinnesorgane.
a) Auge 748
b) Geruchsorgan 753
c) Gehörorgan 754
d) Geschmacksorgan s. d. Verdauungsorgane.
e) Tastorgan (und Haut) 756
Lederhaut 758
Hautdrüsen 758
Haare 760
Nägel 767
3) Verdauungsorgane 769
4) Athmungsorgane 780
5) Harnorgane 781
6) Geschlechtsorgane.
a) Männliche 783
b) Weibliche 790
Erklärung der Abbildungen 793

Gewebe (in pathologischer Hinsicht) 798

Pathologisch neugebildete Gewebe 799
A. Nicht organisirte Neubildungen 800
Krystallinische Bildungen 803
Concretionen 804
B. Organisirte oder organisationsfähige Neubildungen 810
1) Regeneration normaler Gewebe 815
Epidermis und Epithelium 817
Bindegewebe 818
Muskelfasern 820
Neubildung von Blut und Gefäßen 821
Nerven 822
Knorpel und Knochen 822
2) Geschwülste 823
a) Gutartige Geschwülste.
Fettgeschwulst (Lipom, Steatom zum Theil) 825
Gefäßgeschwülste (Teleangiektasien) 826
Geschwülste aus schwarzem Pigment (wahre Melanosen) . 826
Fasergeschwülste (Fibroide) 827
Knorpelgeschwülste (Enchondrome) 828
Balggeschwülste (tumores cystici) 829
b) Bösartige Geschwülste (Pseudoplasmen) 830
Typhusmasse 833
Skrophulöse Materie 833
Tuberkeln 834
Markschwamm 835

Digitized by Google

Seite

Stirrhus 837
Anhang. Parasitische Bildungen 840
Pathologisches Schwinden und Zerfallen von Geweben 842
Atrophie 842
Erweichung 845
Brand 849
Veränderungen in den physikalischen Eigenschaften der Gewebe . 853
Verhärtung 853
Veränderung in der Farbe 854
Umwandlung eines Gewebes in ein anderes 858
Pathologische Umwandlung von Knorpelgewebe oder Knochengewebe 859
Umwandlung von Muskeln in Fett 859
Umwandlung von Nerven in Fett 859

Entwickelungsgeschichte mit besonderer Berücksichtigung der Mißbildungen 860

Geschichtliche Uebersicht 861
Literatur 867
Arbeiten über Entwickelungsgeschichte der Gewebe 875
Einfluß der vergleichenden Anatomie und Zoologie 879
Mißbildungen 880
Classification derselben 896
Uebersicht der Hauptformen der Mißbildungen 901
I. Classe, denen zur Realisation der Idee ihrer Gattung etwas fehlt 901
1. Ordnung. Defecte im engeren Sinne 901
2. Ordnung. Mißbildung durch Kleinheit der Theile . . . 903
3. Ordnung. Mißbildung durch Verschmelzung 904
4. Ordnung. Atresien 905
5. Ordnung. Spaltbildungen 906
II. Classe. Mißbildungen, die etwas mehr besitzen als ihnen nach der Idee ihrer Gattung zukommen sollte 908
1. Ordnung. Mißbildung durch Ueberzahl einzelner Theile bei einfachem Kopf und Rumpf 914
2. Ordnung. Zwillingsmißbildungen mit doppeltem Kopf und Rumpf 915
3. Ordnung. Doppelmißbildungen durch Einpflanzung . . 915
4. Ordnung. Dreifache Mißbildungen 916
III. Classe. Mißbildungen, deren Organisation der Idee ihrer Gattung nicht entspricht, ohne daß ihnen hierzu etwas fehlte oder sie etwas zu viel besäßen 916
1. Ordnung. Veränderungen der Lage der Organe . . . 917
2. Ordnung. Abweichungen in der Form der Organe . . 917
3. Ordnung. Abweichungen in dem Ursprung und der Vertheilung der Arterien und Venen 917
4. Ordnung. Zwitterbildungen 918
Gesetzmäßige Erscheinungen in den Mißbildungen 921
Erblichkeit der Mißbildungen 924
Nutzen des Studiums der Mißbildungen für die Physiologie 927
Literatur 928

Zweiter Band.

Harn 1

Wesentliche Bestandtheile 2
Stoffe, die hauptsächlich im krankhaften Harne des Menschen vorkommen . . 5

Digitized by Google

Seite

Stoffe, die dem thierischen Organismus von außen zugeführt, nur zufällig in demselben erscheinen 10
Quantitative Zusammensetzung des normalen Harns 14
Harn der Thiere 24
Harn in Krankheiten 25

Herzthätigkeit 30

Die Erscheinungen der Hauptthätigkeit bei unverletztem Thorax 30
Erscheinungen bei geöffnetem Thorax 31
a) Rhythmus des Herzens 32
b) Anfang und Richtung der Contraction 35
c) Farbenveränderungen des Herzens 36
d) Formveränderungen des Herzens 37
e) Lageveränderungen des Herzens 39
Untersuchungen über den Bau der venösen Klappen des Herzens 42
Allgemeine Beschreibung der venösen Klappen 42
Die venöse Klappe des rechten Ventrikels 44
Die venöse Klappe des linken Ventrikels 50
Verbindung der Klappen mit dem Vorhofe 54
Untersuchung über die Entfaltung und Wirkung der venösen Klappe . . 56
Die Entfaltung und Wirkung der arteriellen Klappen 64
Wirkung des Herzens auf die Blutbewegung 64
Ursache der Herzthätigkeit 70
Rhythmus des Herzens 70
Vom Herzstoße 85
Von den Herzgeräuschen oder Herztönen 95
Verbreitung der Herztöne 101
Verschiedenheit der Herztöne 103
Aftergeräusche 104

Haut 108

Histologische Verhältnisse 108
Lederhaut 108
Oberhaut 112
Dicke der Körperbedeckungen 116
Farbe der Haut 118
Anhänge der Epidermis 123
Drüsen der Haut.
Talgdrüsen 126
Schweißdrüsen 127
Physiologische Verhältnisse 132
Die Haut als Schutzorgan 132
Die Haut als Organ der Ausscheidung 133
Hautausdünstung 136
Die Haut als Organ der Aufsaugung 173

Hypertrophie 186

Instinkt 191

Kreislauf des Blutes 210

Bedingungen des Kreislaufes 214
Vom Druck, welchen das Blut in den Arterien erleidet und ausübt . . . 216
Zeitverhältnisse der Fortschreitung des Blutes in den Gefäßen 236
Nähere Bestimmung der Functionen der Arterien bei der Circulation . . . 251
Einwirkung der Capillargefäße auf die Circulation 264
Die Bewegung des Blutes in den Venen 288
Ueber das Verhältniß der Blutgefäße und der Blutbewegung zum atmosphärischen Druck 292
Uebergang des fötalen Kreislaufes in den des Geborenen 306

Leber 308

Gestalt, Lage, Befestigung, Consistenz 308

Digitized by Google

Seite

Farbe 312
bei verschiedenen Thieren 315
Läppchen 321
Leberzellen 327
Die Pfortader innerhalb der Leber 330
bei verschiedenen Thieren 335
Lebervenen 338
bei verschiedenen Thieren 340
Leberarterie 341
Lymphgefäße 345
Nerven 346
Glisson'sche Kapsel 346
Ausführungsgang der Leber und Gallencanäle 347
bei verschiedenen Thieren 355
Gelbe und braune Substanz der Leber 360

Lymphe 363

Ansehen und physikalische Beschaffenheit 365
Gerinnung 366
Lymphkügelchen 367
Verhalten gegen Reagentien 372
Vorkommen derselben im Blute 378
Unterschiede an den Eiterkörperchen 380
Entstehungsweise der Lymphkügelchen 384
Chemische Analyse der Lymphe 395
Pathologisches 404
Physiologische Bedeutung der Lymphe 405

Mikroskop 411

Anforderungen an den Beobachter 412
Verschiedenheit der mikroskopischen Instrumente 416
Technische Behandlung der mikroskopischen Objecte 423
Mikrometrie 430
Ausbildung zum Mikroskopiker 439

Anhang zum Artikel Mikroskop 441

Literatur des Mikroskops 447

Milch 448

Physikalische Eigenschaften 451
Chemische Bestandtheile 453
Veränderungen der Milch durch verschiedene physiologische und pathologische Zustände 467
im Verlaufe des Säugens 467
durch Einfluß der Nahrung und Bewegung 468
durch Arzneistoffe 469
Färbung der Milch in Folge von Infusorienbildung 470
Veränderung durch heftige Gemüthsaffecte 470
Veränderung in Folge von Krankheiten 471
Physiologische Betrachtungen über die Entstehung, Umwandlung und den Nutzen der Milchbestandtheile 472
Literatur 475

Nervenphysiologie 476

I. Allgemeine Bestimmung des Nervensystems 476
II. Abhängigkeit der Nerventhätigkeit von den Centralorganen 479
A. Begriff des Centralorganes 479
B. Anatomische Abhängigkeit der Nerven von den Centralorganen 480
C. Abhängigkeit der Nerven vom Gehirn 486
D. Abhängigkeit der Nerven vom Rückenmark 487
E. Unabhängigkeit animaler Nerven von Gehirn und Rückenmark 490

Digitized by Google

Seite

F. Unabhängigkeit des Sympathicus von Gehirn und Rückenmark in anatomischer Beziehung 492
G. Unabhängigkeit des Sympathicus von Gehirn und Rückenmark in physiologischer Beziehung 499
H. Muthmaßliche Disposition des Nervensystems 509
III. Von der Nervenreizbarkeit und von der Fortpflanzung der Reize . . 514
A. Von den Reizen 515
B. Von der Größe der Erregung 518
C. Von der specifischen Reizbarkeit der Nerven 521
D. Ausbreitung der Erregungen durch Längenleitung 526
E. Ausbreitung der Erregungen durch Querleitung 528
F. Wirkung der Nerven in die Ferne 538
G. Sympathie und Antagonismus 539
IV. Von den Resterbewegungen 542
A. Erfahrungssätze 543
B. Theoretische Betrachtungen 545
V. Ueber den Zusammenhang zwischen Faserung und Functionen des Rückenmarks 548
VI. Von den peripherischen Nerven im Allgemeinen 557
A. Vom feineren Bau der Nerven 557
B. Von den sensiblen und motorischen Nervenwurzeln 558
C. Nervenschlingen und Nervenkreise 563
D. Von den sensiblen Nerven 567
E. Von den motorischen Nerven 575
F. Von den einzelnen Nerven 577
VII. Von dem sympathischen Nervensystem 591
A. Anatomische Verhältnisse 591
B. Empfindungsvermögen des sympathischen Nerven 600
C. Motorisches Vermögen des sympathischen Nervensystemes . . . 604
D. Von den Ganglien 612
E. Von dem Einflusse der Nerven auf vegetative Processe . . . 618

Nieren und Harnbereitung 628

Feinere Structur der Nieren 628
Frage, ob die Nieren den Harn aus entfernteren Bestandtheilen des Blutes bereiten oder die Bestandtheile des Harns schon fertig gebildet erhalten 633
Einfluß der Nerven 634
Einfluß des Epitheliums der Harncanälchen 636
Endosmose 637
Hypothese des Verfassers über den Hergang der Harnbereitung 637
Austreibung des fertigen Harns aus den Nieren 639

Parasiten 640

Begriff 640
Metamorphose vieler Schmarotzer 640
Aufenthaltsorte der Parasiten 642
Wanderungen derselben 645
Nachtheile und Störungen der Parasiten im thierischen Organismus . . 652
Uebersicht der parasitischen Thiere 654
Insecta.
Diptera 654
Aptera 657
Arachnida.
Acarina 659
Crustacea 661
Vermes 662
Gordiacei 662
Nematodes 664
Trematodes 668
Cestodes 673
Cystici 675

Digitized by Google

Seite

Infusoria 681
Anhang. Ueber Pseudoparasiten 683

Psychologie und Psychiatrie 692
Sinnliches Bewußtsein 699
Vorstellungsvermögen 707
Erzeugung der Vorstellung aus der Sinnesempfindung 713
Association der Vorstellungen 728
Verhältniß der Vorstellungen zu den Hirnbildern 731
Einfluß des Gehirns auf die Vorstellungen 734
Sinnliches Gefühl 743
Sinnliches Strebungsvermögen oder Bewegungsprincip 755
Die höheren Seelenvermögen 767
Gemüthsbewegungen 779
Nachtleben der Seele 788
Störungen des Seelenlebens 804

Respiration 828
Mechanismus der Respiration 829
Quelle der Athmungsbewegungen 843
Die Atmosphäre in ihren Beziehungen zur Respiration 846
Chemismus der Respiration 850
Ueber das Athmen in künstlichen Gasarten 860
Veränderungen des Blutes durch das Athmen 873
Einfluß der Außenwelt und der verschiedenen Zustände des Organismus auf das Athmen 874
Ueber den Einfluß der Rhythmik der Athmungsbewegungen auf die chemische Beschaffenheit der ausgeathmeten Luft 887
Theorie der Respiration 895
Literatur 913

Riechen 916

Dritter Band.

Erste Abtheilung.

Schmecken 1

Schwangerschaft (und Physiologie des weiblichen Organismus überhaupt) . 12
Weibliche Geschlechtsorgane 12
Geschlechtseigenthümlichkeiten des Weibes außer den Geschlechtsorganen . . 18
Geschlechtliche Entwickelung des Weibes. Pubertät.
Menstruation 26
Begattung und Empfängniß 52
Schwangerschaft 59
1) Veränderungen, welche durch die Schwangerschaft in dem mütterlichen Organismus gesetzt werden 59
a) In den Generationsorganen 59
b) In den übrigen Systemen des Körpers 72
2) Entwickelung des Eies 79
3) Fötalleben 91
Secret der glandulae utriculares 92
Liquor amnios 93
Fötalblut 96
Liquor allantoidis 98
Meconium 99

Digitized by Google

Seite

Wärmeerzeugung 100
4) Wechselwirkung zwischen Mutter und Frucht 103
Geburt.
1) Ursache der Geburt 107
2) Von der Geburtsthätigkeit oder den austreibenden Kräften bei der Geburt 113
a) Von den Contractionen des Uterus (Wehen) 113
b) Von den Contractionen der Vagina 119
c) Von der Mitwirkung des Zwerchfelles und der Bauchmuskeln oder der sogenannten Bauchpresse bei der Geburt 119
3) Von dem Widerstande bei der Geburt oder den Geburtswegen . . 120
4) Von der Frucht als Object der Geburt 124
5) Von der Einwirkung der Vorgänge in den Geburtsorganen auf den übrigen Organismus 129
6) Von der Einwirkung des Geburtsactes auf das Leben der Frucht . 131
Wochenbett 132
1) Veränderungen in den Beckengenitalien 132
2) Veränderungen in den Brustgenitalien 136
3) Veränderungen in den übrigen Systemen des Körpers 139
Decrepidität 140

Seele und Seelenleben 142

I. Veranlassungen und Bedürfnisse der Psychologie 143
II. Die Qualitäten der Empfindungen 156
III. Die Localisation der Empfindungen 172
IV. Von den Gefühlen 190
V. Vom Verlaufe der Vorstellungen 202
VI. Die Seele und die Centralorgane 223
VII. Aphorismen über psychologische Theorien 242

Sehen 265

I. Allgemeine Vorbemerkungen 265
II. Bau des Auges 268
III. Beziehungen zwischen Structur und Function 271
A. Netzhaut 271
B. Von den Schutzhäuten des Auges 272
C. Von den Augenmuskeln 273
D. Von der Iris 278
IV. Physiologische Optik 281
A. Gang der Lichtstrahlen 281
B. Von dem Brennpunkte 289
C. Chromasie des Auges 293
D. Einrichtungen des Auges für verschiedene Entfernungen . . . 295
V. Von den unvermittelten Gesichtsempfindungen 310
A. Licht-, Schatten- und Farbenempfindungen.
a) Beweis, daß diese Empfindungen auch ohne objectiven Grund auftreten können 310
b) Veränderung von Licht- und Farbenempfindungen in Folge von Ermüdung des Auges 311
c) Auftreten von Complementärfarben 312
d) Abklingen der Farben 313
e) Zerstreute theoretische Bemerkungen 314
B. Reine Raumanschauung 316
C. Einfach- und Doppeltsehen 317
D. Von der Schärfe des Gesichtes 329
E. Von der Wahrnehmung der Größe 336
VI. Von den vermittelten Gesichtsempfindungen 340
A. Von der Richtung der Gesichtsobjecte 340
B. Vom Wahrnehmen der Entfernung 346

Sinne im Allgemeinen 352

Digitized by Google

Seite

Sympathischer Nerv, Ganglienstructur und Nervenendigungen 360

I. Beobachtungen.

a) von den Ganglien 361

1) Spinalganglien 362

2) Cerebrospinalganglien 368

3) Visceralganglien 370

4) Centralganglien 375

b) Verlauf und Endigung der Nerven 381

II. Kritische und theoretische Betrachtungen 389

Erklärung der Abbildungen 403

Sympathischer Nerv mit besonderer Rücksicht auf die Herzbewegung 407

Vergleichung der Structur des N. sympathicus mit der der cerebrospinalen Nerven 408

Einfluß der Reizung und Zerstörung von Theilen des Gehirns und Rückenmarks auf Bewegung der vom N. sympathicus versorgten Organe 410

A. Herz 410

B. Darmcanal 421

Bewegungsformen in den vom N. sympathicus versorgten Organen . 423

Bewegungsfacultät in den vom N. sympathicus versorgten Organen . 447

Quantitative Verhältnisse 448

Anhang über die Herznerven des Frosches 450

Sympathische Ganglien des Herzens 452

Synovia (Gelenkflüssigkeit) 463

Temperament, Physiognomik und Cranioskopie 469

Sympathie und Antipathie 470

Cranioskopie 474

Gall's Lehre 475

Verhältnisse der Centraltheile des Nervensystems zu Schädel und Rückgrat 479

Principien der Craniologie nach Carus 491

Hierher gehörige Ansichten von Hagen 505

Allgemeine Kritik der Grundsätze der Phrenologie 515

Skizze des Systems einer möglichen psychischen Organologie . . . 527

Temperament 531

Aeltere Ansichten 532

Nähere Entwickelung des Begriffes und der Ursache der Temperamente 533

Physiognomik 544

Gesetze der Muskelcontractionen 544

Einfluß der Temperamente 546

Schematische Darstellungen der Wechselwirkung zwischen körperlichem Anstoß, Impulsen ꝛc. und der geistigen Thätigkeit 548

Wesen der Affecte 552

Zeichensprache der Affecte in den mimischen Bewegungen und Gesten 554

Specielle Anwendung physiologischer Erfahrungen auf die erregenden Nerven und Muskelgruppen 564

Einfluß der Gewöhnung 605

Ausdruck des Willens in den Mienen und Gesten 608

Praktische Physiognomik 615

Thränensecretion 617

Chemische Constitution 618

Die Thränendrüse als Quelle der Thränen 619

Die wässerige Feuchtigkeit der vorderen Augenkammer als Quelle der Thränen 621

Digitized by Google

Seite
Die Conjunctiva als Thränenquelle 622
Thränenmenge 623
Erregende Nerven 623
Reize; Einfluß der Affecte, Gemüthsbewegungen ꝛc. 624
Physiologische Bedeutung der Thränensecretion 627
Mechanismus der Thränenableitung 629

Transsudation und Endosmose 631

Begriff der Imbibition und Endosmose 631
Endosmometer 632
Absorptionsvermögen thierischer Theile für Flüssigkeiten 637
Einfluß der chemischen Beschaffenheit und des Concentrationsgrades der Flüssigkeiten 639
Einfluß des Druckes auf die Endosmose 645
Versuchte Theorien der Endosmose 647
Anwendung der Gesetze der Endosmose auf die Lebensvorgänge . . 649

Verdauung 658

I. Der Stoffverbrauch und das Bedürfniß des Wiederersatzes 658
II. Die Nahrung und ihre Beziehungen zur Ernährung 667
A. Anorganische Nahrungsstoffe.
a) Wasser 675
b) Die Salze 676
1) Die Alkalien 676
2) Die Erden und Metalle 678
B. Organische Nahrungsstoffe.
a) Die eiweißartigen (Protein-) Stoffe 680
Anhang. Gelatine (Gallert, Leim) 682
b) Die stickstofflosen Nahrungsstoffe 685
1) Die fetten Körper 686
2) Die Kohlenhydrate 687
a) Stärke 687
b) Zucker 687
c) Cellulose 688
d) Gummi 689
e) Pflanzenschleim 689
Anhang zu den Kohlenhydraten:
Pectin 689
Alkohol 690
C. Die Nahrungsmittel und Speisen 691
Animalische Nahrungsmittel 692
Das Fleisch 692
Beziehung des Fleisches und seiner Bereitungen zur Ernährung 696
Die Milch 699
Modificationen der Milch 700
Käse 701
Vegetabilische Nahrungsmittel 702
Cerealien 703
Beziehung derselben zur Nutrition 708
Die Hülsenfrüchte (Leguminosen) 708
Die Kartoffeln 710
Die pectinreichen Nahrungsmittel 712
Die grünen krautartigen Nahrungsmittel 714
Die Gewürze 715
D. Die Getränke 716
Das Wasser 716
Beziehungen des Wassers zur Ernährung 718
Die Pflanzenaufgüsse 719
Der Thee 719
Der Kaffee 720
Beziehungen zur Nutrition 721

Digitized by Google

Seite

Die gegohrenen alkoholhaltigen Getränke 722
Beziehungen zur Ernährung 723
E. Statik der Nahrung und des Verbrauchs 724
Modificationen des Stoffwandels und das durch diese veränderte Nahrungsbedürfniß 728
Modificationen des vegetativen Lebens durch die Nahrung und Einfluß derselben auf das psychische 729
Einfluß der Nahrung auf die Secretion 730
Nutritionsscalen 731
III. Die Verdauung 735
Morphologie der Verdauungswerkzeuge 738
Vom feineren Bau der inneren Auskleidung des Verdauungscanals 742
Solitäre Drüschen 743
Agminirte Drüsen 744
Schleimhäute des Verdauungscanals 746
Mund und Rachenhöhle 746
Magenschleimhaut 747
Dünndarm 751
Drüsige Organe des Dünndarms 752
Lieberkühn'sche Drüsen 752
Von den Verdauungssäften und deren Einwirkung auf die Ingesta im Allgemeinen 755
Begünstigende Einflüsse 757
Von den Verdauungsflüssigkeiten im Einzelnen 759
Vom Speichel und seiner verdauenden Kraft 759
Bestandtheile des Speichels 762
Extractive Materien 763
Rhodankalium 764
Quantität der Speichelabsonderung 767
Einfluß des Speichels auf die Vorgänge bei der Verdauung 768
Auf die eiweißartigen Stoffe 770
Einfluß der Mundflüssigkeit auf die Kohlenhydrate . 771
Bedeutung des Speichels für die Digestion 774
Deletäre Eigenschaften des Speichels 775
Vom Magensaft und seiner verdauenden Kraft 777
Labzellen 778
Labsaft 779
Ansichten über die Natur der Säure 780
Organische Bestandtheile des Labsaftes (Magenferment) 783
Anorganische Bestandtheile des Magensaftes 786
Ueber die Bedingungen der Magensaftsecretion 787
Ueber die Wirkungsweise des Magensaftes im Allgemeinen Theorie der Magenverdauung 791
Bedingende und begünstigende Momente der Magenverdauung 797
Temperatur 797
Bewegung 797
Die Salze des Magensaftes 797
Atmosphärische Luft 798
Entfernung des Aufgelösten aus dem Magen . . . 798
Ueber die Veränderungen, welche die einzelnen Nahrungsstoffe im Magen erleiden. Die Magenverdauung im Speciellen 799
Anorganische Nahrungsstoffe.
Lösliche Alkalien 799
Erden und Metalle 799
Organische Nahrungsstoffe 801

Digitized by Google

Seite

Stickstofflose.
Kohlenhydrate und verwandte Stoffe.
Amylum 801
Abnorme Milch- und Buttersäurebildung 803
Rohrzucker 805
Cellulose 806
Gummi 806
Pflanzenschleim 807
Pectin 807
Alkohol 808
Die fetten Körper 808
Stickstoffhaltige Nahrungsstoffe 809
Flüssiges Eiweiß 810
Faserstoff . . .
Pflanzeneiweiß .
Kleber 811
Legumin . . .
Gelatine (Leim).
Verdauung zusammengesetzter Nahrungsmittel.
Milch 812
Abnormitäten der Milchverdauung . . . 813
Fleisch 814
Knochen 815
Brot 816
Kartoffeln . . . .
Hülsenfrüchte 817
Grüne Pflanzentheile.
Ueber Verdaulichkeit der Nahrungsmittel 817
Einfluß des N. vagus auf die Vorgänge der Magenverdauung 821
Der Chymus 825
Die Galle 826
Bestandtheile 826
Art der Absonderung 830
Bedeutung der Gallenabsonderung 832
Bezeichnungen der Galle zur Darmverdauung . 833
Ob die Galle zur Neutralisation der freien Säure des Chymus beiträgt 833
Einfluß auf den Chylus 834
Anlegung von Gallenfisteln 836
Verhalten der Galle im Darmcanal 839
Der pankreatische Saft 842
Chemische Zusammensetzung 843
Physiologische Bedeutung 846
Der Darmsaft 850
Physiologische Wirkungen desselben . . . 852
Die Darmverdauung als Ganzes. 852
Einfluß auf stickstofflose Nutrimente.
Kohlenhydrate 853
Fette Körper 853
Einfluß auf stickstoffhaltige Nutrimente.
Eiweißartige Körper 855
Leimgebende Gewebe 856
Die Blinddarmverdauung 857
Die Dickdarmverdauung. 859
Von der Gasentwickelung im Digestionscanal . 864
Im Magen 867
Im Dünndarm. 868
Im Dickdarm 869
Von der Pilzbildung im Verdauungscanal . . 869
Erklärung der Kupfertafel. 873

Digitized by Google

Dritter Band.

Zweite Abtheilung.

Seite

Muskelbewegung 1

I. Von der Erregung der Thätigkeit der Muskeln 2
Erregung der Thätigkeit animaliſcher Muskeln 3
a) Durch den Willen 5
b) Durch äußere Reize 7
Bewegung animaliſcher Muskeln durch Reizung:
a) Der Nerven 12
b) Des Rückenmarks und Gehirns 14
c) Der Empfindungsnerven 16
Erregung der Thätigkeit der organiſchen Muskeln 22
a) Durch Reizung ihrer Subſtanz 25
α) Organiſche Bewegung des Magens, der Gedärme, des Uterus, der Samenleiter, der Harnblaſe, Gallenblaſe und der Harnleiter 25
β) Animaliſche Bewegung des mit geſtreiften Muskelfaſern verſehenen Magens und Darmcanals der Schleihe, Cyprinus tinca 28
γ) Animaliſch-muskulöſe Natur des mehreren Cyprinus-Arten eigenthümlichen contractilen Gaumenorganes 29
δ) Animaliſche oder organiſche Bewegung der Speiſeröhre und der Iris, je nachdem ſie geſtreifte oder ungeſtreifte Muskelfaſern beſitzen 30
ε) Organiſche Bewegung des Herzens 34
b) Verſchiedenheit der organiſchen Muskelbewegung an verſchiedenen Theilen 38
Bewegungen der Muskeln wirbelloſer Thiere durch Reizung ihrer Subſtanz 39
Vom Einfluſſe der zu den organiſchen Muskeln gehenden Nerven auf die Bewegung derſelben 40
Verhalten des Herzens, wenn ſeine Nerven gereizt werden 42
Einwirkungen der Reizung der Nerven auf die Bewegung des Magens und Darmcanals 48

II. Von den Erſcheinungen der Thätigkeit der Muskeln.
Von den Erſcheinungen der Thätigkeit der Muskeln, wenn ſie in ihrer Bewegung keinen merklichen Widerſtand finden 51
Die Subſtanz der Muskeln ſcheint ſich während ihrer Thätigkeit ein wenig zu verdichten 52
Die Muskeln werden während ihrer Thätigkeit nicht härter . 54
Geſtaltänderungen der Muskelfaſern bei ihrer Zuſammenziehung nach den Beobachtungen Anderer 54
Von den Erſcheinungen der Thätigkeit der Muskeln, wenn ihre Bewegungen Widerſtand finden 67
Die Muskeln beharren nicht in ihrer Contraction, ſondern verlängern ſich alsbald wieder, nachdem ſie den höchſten Grad erreicht haben 70
Nicht allein die Muskeln im lebenden Körper, ſondern auch aus dem Körper herausgeſchnittene, von Nerven und Gefäßen getrennte Muskeln können ſich durch Ruhe einigermaßen wieder erholen und dann von Neuem, wenn auch in geringerem Grade verkürzen 72
Meſſung der Verkürzung der Muskeln bei verſchiedener Belaſtung derſelben 73
Von der Größe der Verkürzung der Muskeln 82
Von der Kraft der ſich verkürzenden Muskeln 84
Vom Nutzeffecte der ſich verkürzenden Muskeln 91

Digitized by Google

Seite

III. Von den Ursachen der Thätigkeit der Muskeln 100
Die mit der Veränderung der Beschaffenheit der Muskelfaser und der gegenseitigen Lage ihrer Theile wechselnden Kräfte heißen die elastischen Kräfte der Muskelfaser 100
Ueber einige Beschränkungen, welche die Elasticitätsgesetze in ihrer Anwendung auf die Muskelfasern erleiden 103
Ueber die Elasticität der Muskeln unter dem Einflusse des thierischen Lebens im Allgemeinen 104
Von der natürlichen Form und der Elasticität der Muskeln während ihrer Unthätigkeit 105
Von der natürlichen Form und Elasticität der Muskeln während ihrer Thätigkeit 110
Uebersicht der Resultate der Untersuchungen über Muskelbewegung . . 122

Ueber den Einfluß der Physiologie auf die gerichtliche Medicin 123

Verständniß und Beurtheilung hermaphroditischer Bildungen 125
Erkennung des Geschlechtes und Beurtheilung der Zeugungsfähigkeit 131
Fragen über die Unfruchtbarkeit 133
Superfötation 137
Kenntniß der männlichen Samenflüssigkeit 141
Dauer der Schwangerschaft 143
Entstehung der Mißbildungen 149
Die Lehre vom Versehen 149
Die Lehre von der Lebensfähigkeit des Kindes 152

Krankhafte Störungen in der Thätigkeit des Nervensystems (Nervenkrankheiten) 153

I. Krankhafte Nerventhätigkeit im Bereich der Gehirnsphäre.
1) Störungen der Thätigkeit centripetaler, sensibler Gehirnnervenfasern 159
a) Steigerung und krankhafte Erregung der durch sensible Gehirnnervenfasern vermittelten Empfindungsthätigkeit 160
b) Krankhafte Verminderung der durch sensible Gehirnnervenfasern vermittelten Empfindungsthätigkeit . . 166
2) Störungen der Thätigkeit centraler Gehirnfasern 174
a) Steigerung und krankhafte Erregung der durch centrale Gehirnfasern vermittelten Vorstellungsthätigkeit . . 175
b) Krankhafte Verminderung der durch centrale Gehirnfasern vermittelten Vorstellungsthätigkeit 181
3) Störungen der Thätigkeit centrifugaler motorischer Gehirnfasern 185
II. Krankhafte Nerventhätigkeit im Bereiche der Rückenmarkssphäre . . 186
a) Steigerung und krankhafte Erregung der vom Rückenmarke abhängigen Bewegungsthätigkeit 187
b) Krankhafte Verminderung der vom Rückenmarke abhängigen Bewegungsthätigkeit 202
III. Krankhafte Nerventhätigkeit im Bereiche der Gangliensphäre . . . 210
a) Steigerung oder krankhafte Erregung der Ganglienthätigkeit 212
b) Krankhafte Verminderung der Ganglienthätigkeit. 227

Die Physiologie in ihrer Anwendung auf Augenheilkunde . 234

I. Gesetze der Endosmose in ihrer Anwendung auf Augenheilkunde . . 235
II. Gesetze der Mechanik in ihrer Anwendung ꝛc. 237
III. Gesetze der Optik in ihrer Anwendung ꝛc. 243
IV. Gesetze der subjectiven Gesichtserscheinungen ꝛc. 263
V. Gesetze der Nervenphysik in ihrer Anwendung 273
VI. Anatomie in ihrer Anwendung ꝛc. 290
VII. Pathologische Anatomie in ihrer Anwendung ꝛc. 300

Digitized by Google

Seite

A. Erworbene Veränderungen der Theile des Auges 301
B. Angeborne pathologische Bildungen 319
VIII. Die numerische Methode in ihrer Anwendung ꝛc. 325

Krankheit 339

Physiologie in ihrer Anwendung auf Chirurgie 366

Die specielle Anwendung von Messungen 374
Die Lehre von der Entzündung. 383
Methoden bei Behandlung der Exsudate 401
Die bösartigen Geschwülste 406

Wachen, Schlaf, Traum und verwandte Zustände 412

Phänomenologie des Wachens 415
Der Schlaf 419
Die Weckungsmittel 422
1) Die physischen Weckungsmittel.
a) Materielle oder stoffige 422
b) Dynamische 423
2) Die psychischen Weckungsmittel.
a) Sinnliche 423
b) Geistige 425
Einschläferungsmittel 426
Einwirkung des Schlafs auf die vegetative Sphäre 428
Restauration der animalischen Organe während des Schlafs . . . 431
Zustand der Seele beim Schlafe 431
Erwachen 432
Schlaf der Thiere 433
Winterschlaf der Thiere 434
Pflanzenschlaf 435
Einfluß der kosmischen Periodicitäts-Erscheinungen auf den Schlaf . 435
Traum 436
Traumvorstellungen nach den Sinnensphären 438
Einflüsse der Träume auf die Bewegungen 446
Katalepsie 447
Drei Traumclassen 450
Einfluß der Geschlechter, Stände ꝛc. 454
Einflüsse der Träume auf das wache Leben 457
Vergeßlichkeit der gehabten Träume 457
Erscheinungen des animalischen Magnetismus 460
Andere krankhafte, schlafähnliche Zustände 466
Vergleichung zwischen Schlaf und Tod 469
Theoretische Schlußbetrachtungen 472

Der Tastsinn und das Gemeingefühl 481

Ueber die Umstände, durch welche man geleitet wird, manche Empfindungen auf äußere Objecte zu beziehen 481
Verschiedenheit der Empfindung von der Vorstellung der Empfindung 486
Ueber die Ursachen, warum wir nur manche Empfindungen auf äußere Objecte beziehen können 489
Einrichtungen an den peripherischen Enden der Sinnesnerven zur Aufnahme der Eindrücke, welche Sinnesempfindungen erzeugen sollen 495
Fortleitung der in den Sinnesnerven hervorgebrachten Veränderung 500
Endigung der Sinnesnerven in besonderen Organen des Gehirns . 505

Der Tastsinn ins besondere.

Ortempfindungen, Druckempfindungen und Temperaturempfindungen 511
Nur der Tastsinn verschafft uns Druckempfindungen und Temperaturempfindungen 513

Digitized by Google

Seite

Die Elementarfäden der Tastnerven und ihre peripherischen und centralen Enden 516
Ortsinn in der Haut 524
Feinheit des Ortsinnes am Kopfe 536
Ortsinn an den Armen und Beinen 537
Ortsinn in der Haut des Rumpfes 538
Wahrnehmung der Figur eines uns berührenden Körpers ohne Bewegung der Glieder 540
Wahrnehmung der Gestalt und des Abstandes der Körper durch die absichtliche Bewegung der Glieder 541
Drucksinn 543
Entstehen zwei Empfindungen, wenn sich zwei Tastorgane berühren? 556
Ueber die kleinsten Verschiedenheiten der Gewichte, die wir mit dem Tastsinne, der Länge der Linien, die wir mit dem Gesichte, der Töne, die wir mit dem Gehör unterscheiden können 559
Verwandtschaft des Tastsinnes mit anderen Sinnen 561

Das Gemeingefühl, Coenaesthesis. 562

Verschiedene Lebhaftigkeit des Gemeingefühls 568
Das Gemeingefühl der Haut und der anderen Tastorgane 569
Schmerz durch Wärme und Kälte 569
Schmerz in der Haut durch Druck und Zug 577
Schmerz durch Elektricität 577
Schauder und Kitzel in der Haut 578
Gemeingefühlempfindungen, die durch die Blutbewegung, durch die Absonderung von Säften aus dem Blute und durch den Proceß der Ernährung in der Haut entstehen 579
Das Gemeingefühl der Muskeln 580
Besonderes Gemeingefühl in Theilen des Nervensystems 584
Gemeingefühl in den Organen, welche mit einer Schleimhaut versehen sind 585
Das Gemeingefühl in Theilen, welche nicht reich an Nerven und an Blutgefäßen sind 586
Das Gemeingefühl bei Menschen und Thieren, bei Gesunden und Kranken 588

Vierter Band.

Thierische Wärme 1

Begründung der Lehre von der Entstehung der thierischen Wärme aus der Verbrennung 3
Vergleichung der Höhe der Eigenwärme mit der Stärke der Verbrennung 16
Prüfung der wichtigsten Bedenken gegen die Entstehung der thierischen Wärme aus der Verbrennung 30
Aufsuchung anderer Wärmequellen im Körper außer der Verbrennung 43
Angebliche Wärmeerzeugung durch die Herzthätigkeit . . 43
Frage, ob der Austausch der Gase in den Lungen eine Quelle der thierischen Wärme abgiebt 50
Wärmequelle in der Muskelthätigkeit 53
Fettbildung aus dem Blute 55
Einfluß der Verschiedenheit der Wärmecapacität der beiden Blutarten und der geringeren specifischen Wärme der Secrete 56

Digitized by Google

Seite

Stoffwechsel in den Geweben 56
Elektrische Strömungen im Körper 57
Thätigkeit des Nervensystems 58
Beständiger Verlust der erzeugten Wärme und Größe der einzelnen Ausgaben 67
Mittel, durch welche die Gleichmäßigkeit der thierischen Wärme erhalten wird (Recompensation der Wärme) 74
Veränderungen in der Ausdünstung 75
Einflüsse der Temperatur auf die Respiration 78
Einfluß der Temperatur auf die Herzthätigkeit 84
Menge und Art der Nahrung 86
Veränderungen im Luftdruck 88
Wechsel in der Thätigkeit der einzelnen Functionen des Körpers 89
Veränderung der Wärme in Krankheiten 91
Ursachen der Verschiedenheit der einzelnen Organismen in der Wärme und in der Fähigkeit, dieselben unter verschiedenen Verhältnissen zu bewahren 94
Zweck der thierischen Wärme 102
Literatur 105

Blutgefäßdrüsen (Drüsen ohne Ausführungsgang) 107

I. Schilddrüse 107
1) Anatomie 107
A. Beim Menschen.
Entwickelungsverschiedenheiten 109
Pathologische Veränderungen 109
B. Säugethiere 110
C. Vögel 110
D. Reptilien 111
E. Fische 111
2) Physiologie 112
II. Thymusdrüse 115
1) Anatomie.
A. Mensch und Säugethiere 114
Entwickelung und Involution 118
Persistenz des Thymus in einigen Säugethieren . . 121
B. Thymus der Vögel 123
C. » der Reptilien 124
D. » der Fische 125
2) Physiologie 126
III. Nebennieren 129
1) Anatomie.
A. Mensch und Säugethiere 128
B. Vogel
C. Reptilien } 129
D. Fische
Entwickelungsverschiedenheiten 129
2) Physiologie 130
IV. Milz 130
1) Anatomie.
A. Mensch und Säugethiere 131
Hülle der Milz 131
Fortsätze der Hülle (Gefäßscheiden und Balken) . . 131
Milzbläschen (Milzkörperchen) 134
Rothe Gefäßsubstanz (breiige Substanz) 141
Blutgefäße 143
Milzblut (chemische Constitution) 147
Lymphgefäße und Inhalt 147
Nerven 148
Entwickelung der Milz 149
B. Vögel 149

Digitized by Google

Seite

C. Reptilien 150
D. Fische 151
2) Physiologie 152
V. Hirnanhang 160
Beim Menschen und den Säugethieren 161
Bei den übrigen Wirbelthieren 162
Blutgefäßdrüsen im Allgemeinen 163
Literatur 165

Die vegetabilische Zelle 167

Einleitende Bemerkungen 167
I. Die anatomischen Verhältnisse der Zelle 168
A. Form der Zellen 168
B. Größe der Zelle 174
C. Die Zellmembran 175
a) Physikalische Eigenschaften 175
b) Structur 176
c) Chemische Verhältnisse 188
D. Die Zellen in ihrer gegenseitigen Verbindung 193
E. Inhalt der Zellen 198
a) Primordialschlauch, Protoplasma, Zellenkern . . . 198
b) Zellsaft 202
c) Körnige Bildungen 203
d) Im Zellsaft aufgelöste Verbindungen 208
F. Entstehung der Zelle 211
a) Theilung der Zelle 211
b) Freie Zellbildung 218
II. Die physiologischen Verhältnisse der Zelle 221
A. Die Zelle als Ernährungsorgan 224
a) Aufsaugung wässeriger Flüssigkeiten 224
b) Verbreitung des Saftes in der Pflanze 229
c) Nahrungsstoffe 235
d) Verarbeitung der Nahrungsstoffe 246
e) Secretionen 250
f) Wärmeentwickelung 257
B. Die Zelle als Fortpflanzungsorgan 260
a) Die Vermehrung der Pflanzen durch Theilung . . 260
b) Fortpflanzung durch Sporen und Samen 266
α) Fortpflanzung durch Sporen 267
*) Fortpflanzung der Thallophyten 267
**) Fortpflanzung der mit Stamm und Blättern versehenen Kryptogamen 273
β) Fortpflanzung durch Samen 280
*) Der Pollen 281
**) Das Eichen 283
***) Die Entstehung des Embryo 284
C. Die Zelle als Bewegungsorgan 292
Erklärung der Kupfertafel 309

Hören 311

Allgemeine Bemerkungen 311
Physiologischer Theil 317
I. Hören durch Schallwellen in festen Körpern 323
II. Hören durch Schallwellen im Wasser 330
III. Hören durch Schallwellen in der Luft 344
1) Schallwellen der Luft außer dem Gehörorgan . . . 346
2) Die Schallwellen der Luft in dem Gehörorgan. . . 349
A. Die leitenden Apparate 349
Das äußere Ohr 350
Der äußere Gehörgang 351
Das Trommelfell 352
Gehörknöchelchen 353

Digitized by Google

Seite

Die Paukenhöhle 354
Die Tuba Eustachii 355
Die Membranen vor dem Labyrinth . . . 357
B. Die reſonirenden Apparate 360
Die Luft im Gehörorgan 364
Das äußere Ohr 367
Die Gehörknöchelchen 370
Die Knochenmaſſen 371
C. Die Correctionsmittel 373
IV. Der acuſtiſche Nerv 391
1) Anatomiſches 391
2) Theoretiſche Bemerkungen 402
3) Hörnerv und Schallwelle 406
4) Der acuſtiſche Nerv und die ſubjectiven Töne . . . 413
5) Der Acuſticus und ſeine Sympathien 420
Teleologiſcher Theil 423
I. Zweck des Hörens als Sinneswahrnehmung 425
II. Zweck des Hörens für das äſthetiſche Bedürfniß 432
Erklärung der Kupfertafel 449

Dioptrik des Auges (Mathematiſche Discuſſion des Ganges der Lichtſtrahlen im Auge) 451

Zuſatz: Die Accommodation betreffend 498

Stimme 505

I. Das Material der Stimmwerkzeuge 508
1) Die Knorpelſubſtanz des Kehlkopfes.
A. In hiſtologiſcher Beziehung 508
B. In chemiſcher Beziehung 509
C. In phyſikaliſcher Beziehung 511
2) Das elaſtiſche Faſergerüſte des Kehlkopfes 517
3) Die Gewebe der Hülfsorgane 523
II. Der Mechanismus der Stimmwerkzeuge.
1) Die Windlade und das Windrohr 527
Die Preſſion der Luft 528
Einfluß der Länge des Windrohrs auf die Variation der Töne 539
Bei Flötenwerken 539
Bei Zungenpfeifen 540
2) Der Stimmkaſten 542
A. Muskelapparat des ganzen Kehlkopfes 547
B. Die Stimmkaſtentheile 555
Gelenkwulſt der Cartilago cricoidea 558
Gelenkfläche der Cartil. arytaenoidea 559
C. Das Kapſelband des Ring-, Gießkannenknorpel-Gelenkes 561
D. Die Glottis und das Ventil 565
E. Der Muskelmechanismus und die Stimmbänder . . 572
F. Mechaniſche Vorgänge bei der Stimmbandſchwingung 581
Nutzen der phyſikaliſchen Eigenſchaften des Ligam. cricothyreoid. und thyreo-arytaenoideum . 581
Mechaniſche Vortheile des Cricoarytänoidal-Gelenkes 584
Wahre Weite der Stimmritze während der Stimmſchwingung 585
Nutzen der Neigung der Stimmbandebenen . . 587
Ueber einige mechaniſche Effecte der Muskelkräfte am Kehlkopfe des Lebenden 595
Von den Tönen contrahirter Muskeln 597
G. Ventrikel und Epiglottismuskeln 600
H. Ueber die Nerven des Kehlkopfes 601
3) Das Corpus des Stimmorganes 601

Seite

III. Physikalische Leistungen des Stimmorganes 603
1) Töne 603
Methode der Spannung 611
Erzeugung der Schwingungen 619
Mit der Beugung 622
Der Rückschwung 624
Differenzen der Luftdichte 625
Modificationen der Schwingungs-Erregung . . . 627
Bei Zungen ohne Wind- und Ansatzrohr . . 627
Zweilippige Zungen 644
Unter gewisse Winkel gegen einander geneigte Zungen 646
Zungen mit Wind- und Ansatzrohr 649
Die Spannungsgrade 661
Der Raum zunächst unter den Zungen 664
Der Raum zunächst über den Zungen 667
Die Dimensionen der Zungen 668
Das natürliche Kehlkopfpräparat. 669
Methode der Spannung 669
Erzeugung von Schwingungen 671
Modificationen der Schwingungserregung 673
Die Spannungsgrade 681
Der Raum unter den Stimmbändern 683
Der Raum über den Stimmbändern 684
Dimensionen der Stimmbänder 685
2) Klänge 687
Allgemeines 687
Die Klänge der Zungen 691
Die Klangregister 695
Die Contratöne 696
Die Brustst imme 697
Die Fistelstimme 697
Die Kopfstimme 699
Gaumen- und Nasenklänge 699
Die individuellen Klangarten 700
3) Die Laute 701
Schlußbemerkungen 705

Zeugung 706

Das Zeugungsvermögen im Allgemeinen 708
Verschiedenheiten in der Fruchtbarkeit der Thiere 709
Größe des producirten Bildungsmateriales 715
Größe der embryonalen Bedürfnisse 724
Zeugungsarten der Thiere 733
I. Die geschlechtliche Fortpflanzung durch befruchtete Eier 735
Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung 735
A. Die Zeugungsstoffe und deren Verhältniß zu den geschlechtlich entwickelten Thieren 736
1) Von den Geschlechtern 742
a) Die äußeren Geschlechtsverschiedenheiten 746
Morphologie und Entwickelung der äußeren Geschlechtsverschiedenheiten 750
b) Die Verschiedenheiten der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane 754
Morphologie und Entwickelung der Geschlechtsorgane 758
c) Ueber die Ursachen, welche das Geschlecht bestimmen . 768
2) Von den Geschlechtsproducten 776
a) Vom Eierstockei 776
Zusammensetzung und Bau im Allgemeinen . . . 776
Bau und Bildung der Eierstockeier in den einzelnen Abtheilungen des Thierreichs 783
Wirbelthiere 783
Säugethiere 783

Digitized by Google

Seite

Vögel 788
Amphibien 793
Fiſche 796
Mollusken 798
Cephalopoden 798
Gaſteropoden 799
Acephalen 800
Arthropoden 802
Herapoden 802
Arachniden 804
Myriapoden 805
Cruſtaceen 806
Würmer 808
Ringelwürmer 808
Hirudineen 808
Trematoden 810
Ceſtoden 811
Turbellarien 811
Nematoden 812
Echinorhynchen 813
Rotiferen 813
Bryozoen 814
Radiaten 814
Echynodermen 814
Acalephen und Polypen 815
Morphologie des Eies 815

b) Vom Samen.

Zuſammenſetzung und Formelemente des Samens im Allgemeinen 819
Bau und Bildung der Samenkörperchen in einzelnen Abtheilungen des Thierreichs 827
Wirbelthiere 827
Säugethiere 827
Vögel 829
Amphibien 831
Fiſche 833
Mollusken 834
Cephalopoden 834
Gaſteropoden 835
Acephalen 838
Arthropoden 838
Herapoden 838
Arachniden 841
Myriapoden 842
Cruſtaceen 842
Würmer 845
Ringelwürmer 845
Hirudineen 846
Trematoden 847
Ceſtoden 846
Turbellarien 846
Nematoden 848
Echinorhynchen 848
Rotiferen 848
Bryozoen 848
Radiaten 848
Echinodermen 848
Acalephen und Polypen 849
Morphologie der Samenelemente 849
Vergleich der thieriſchen und vegetabiliſchen Geſchlechtsproducte 853

3) Reifung und Löſung der Geſchlechtsproducte 857

Digitized by Google

Seite

Pubertät 857
Brunst (Gelbe Körper, Menstruation) 860
Verhalten der Keimdrüsen 866
Der Leitungsorgane 872
Austritt des Eichens 875
Schleimhaut des Uterus 877
Menstrualblut 879
Empfängnißfähigkeit des Weibes 883
4) Die Geschlechtsproducte auf ihrem Wege nach außen . . 888
a) Veränderungen der Eierstockseier 890
b) Veränderungen der Samenelemente auf ihrem Wege nach außen 899
B Befruchtung und Entwickelung 901
Die äußeren Bedingungen der Befruchtung 903
1) Begegnung der Zeugungsstoffe (Begattung) 909
2) Die ersten Veränderungen des Eies nach der Befruchtung (Furchungsproceß) 921
3) Der Aufbau des Embryo 930
Geburt und Larvenleben 940
Entwickelung durch Zygose 948
4) Die chemischen Veränderungen der Entwickelung 949
Organische Substanzen 953
Anorganische Substanzen 955
5) Theorie der Befruchtung 957
6) Bastardzeugung 962
II. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung 964
1) Die verschiedenen Formen derselben 966
a) Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Keimkörner oder Keimzellen 966
b) Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte 969
2) Verbreitung und Vorkommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung 975
3) Generationswechsel 978
4) Polymorphismus 986
5) Urerzeugung (Generatio aequivoca) 991

Nachtrag zum vorstehenden Artikel 1001

Kritik der neuesten Theorie der Generation 1003
Fragen, welche sich auf die Erblichkeit der körperlichen Eigenthümlichkeiten beziehen 1007
Einfluß von psychischen Stimmungen und Affecten der Zeugenden auf die Bildung der Frucht 1012
Trunkenheit des Vaters 1012
Versehen der Schwangeren 1013
Aufgaben der experimentellen Physiologie 1014
Pathologische Momente, welche sich an den Zeugungsproceß anknüpfen 1015
Samenverlust 1015
Unfruchtbarkeit 1015
Ueber die Zeit der Conception 1016
Bestimmung des Geschlechtes der Kinder 1017
Anwendungen von physiologischen Sätzen der Zeugungslehre auf die systematische Naturgeschichte 1018
Nachtrag zum Nachtrag des Artikels Zeugung 1018a

Schlußwort 1019

General-Uebersicht des Inhalts 1021

Digitized by Google

Berichtigungen.

Zum Artikel Stimme.

S. 633, Tabelle III. statt 118 lies 108; statt $\overline{as}$ lies $-\overline{as}$.
S. 634, Tabelle IV. lies bei 3 — (minus) und bei 8 + (plus).

Zum Nachtrag zum Artikel Zeugung.

S. 1006, Zeile 5 v. o. lies: Veränderung statt Veränderungen.
S. 1006, Zeile 16 v. u. lies: potentia statt patentia.
S. 1013, Zeile 5 v. o. lies: zu beruhen statt zu wirken.

Generalübersicht des Inhalts.

S. 1044, Zeile 24. v. o. lies: Echinodermen statt Echynodermen.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

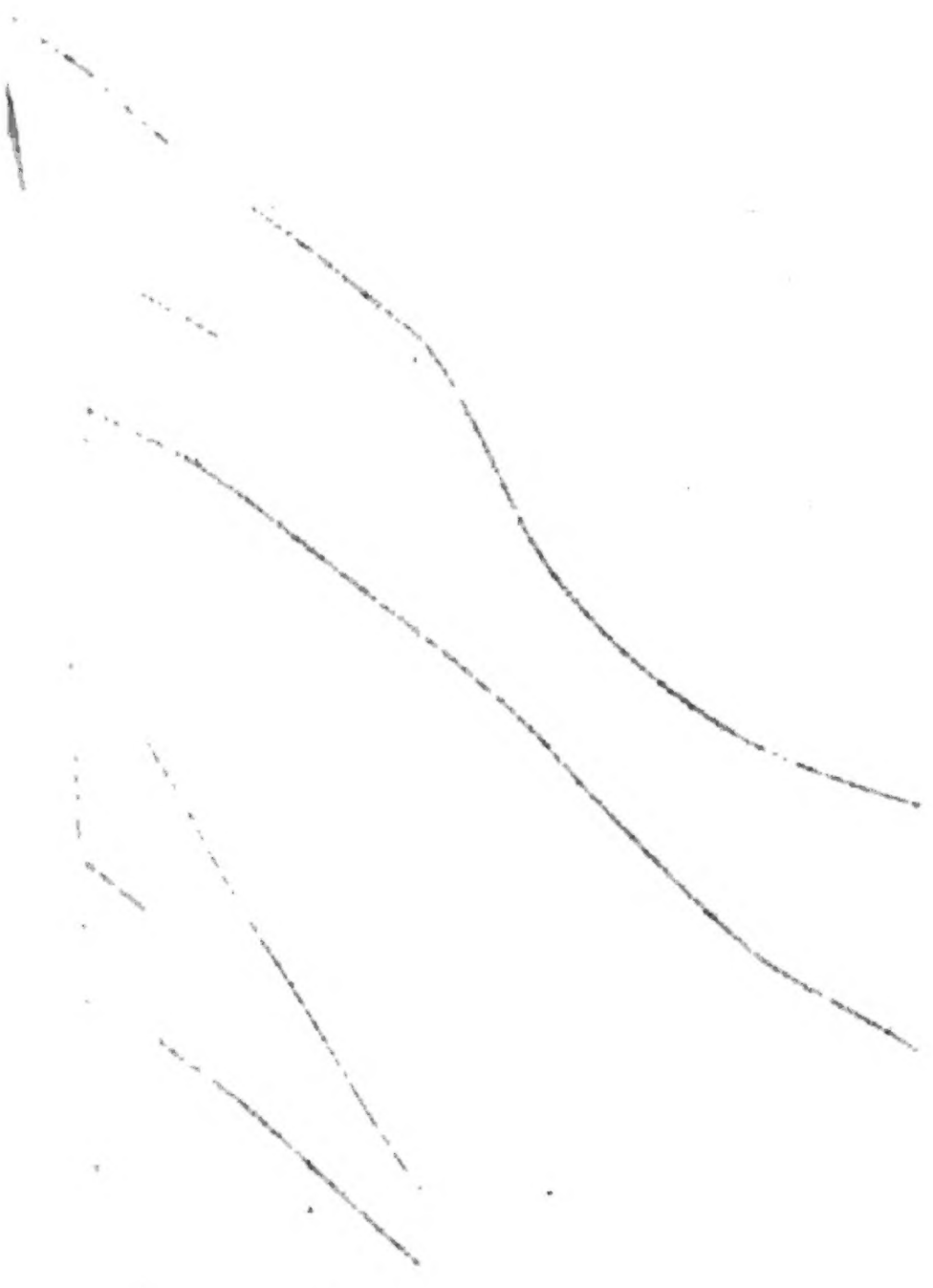
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

This book should be returned to the Library on or before the last date stamped below.

A fine of five cents a day is incurred by retaining it beyond the specified time.

Please return promptly.

FEB 24 1971 ILL

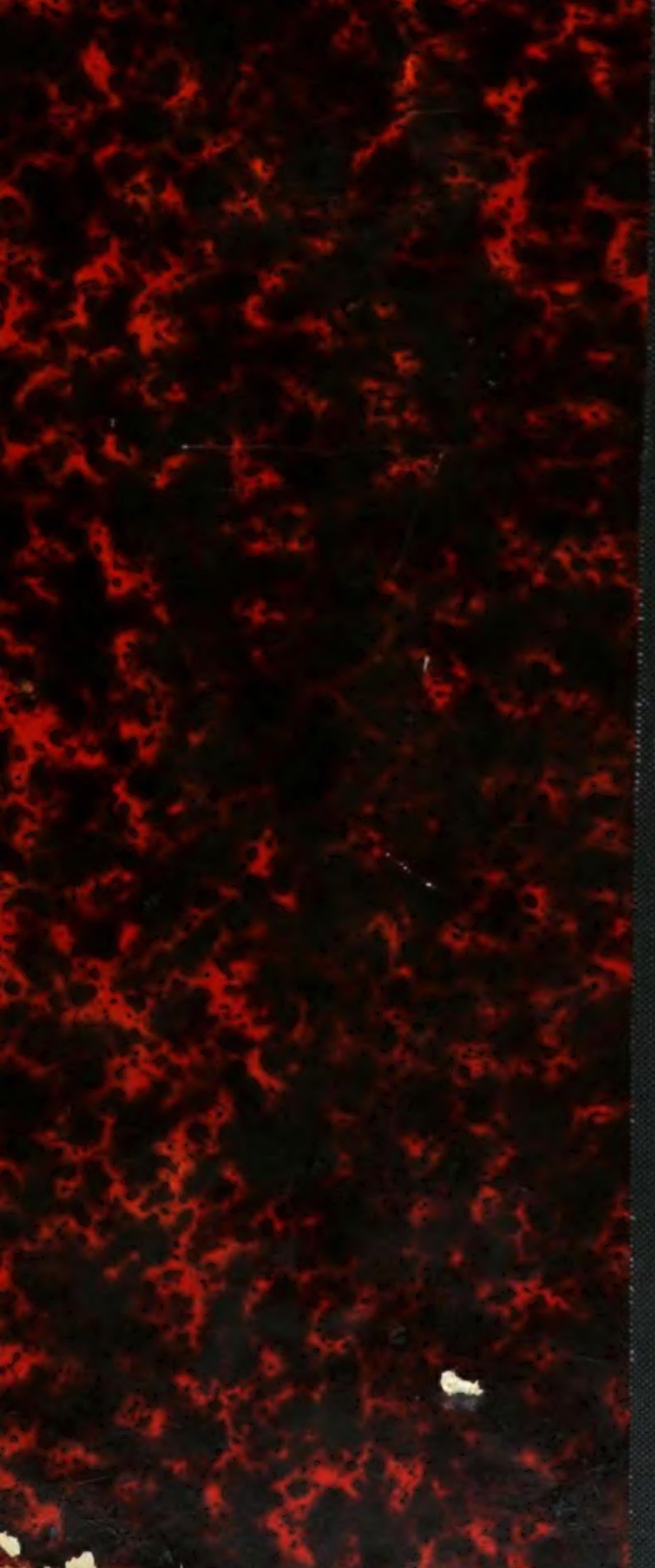
3258-787

CANCELLED

WIDENER
BOOK DUE
NOV 14 1984

1232793

CANCELLED
NOV 22 1984



Digitized by Google